ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 94

8

АВГУСТ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН
РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ
А. Е. Васильев, К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, А. А. Паутов, М. Г. Пименов,
И. Н. Сафронова, И. И. Шамров (*зам. главного редактора*), Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN
EDITORIAL BOARD
A. E. Vassilyev, K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, A. A. Pautov, M. G. Pimenov,
I. N. Safronova, I. I. Shamrov (*Associate Editor*), G. P. Yakovlev

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *Н. И. Журавлева, Ф. Я. Петрова* и *Е. В. Шестакова*
Компьютерная верстка *Н. М. Крыловой*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 94, № 7: 31.07.2009.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 03.08.2009. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.0. Уч.-изд. л. 15.4. Тираж 348 экз. Тип. зак. № 1146. С 130

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2009 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2009 г.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9

© О. В. Лавриненко,[1] Н. В. Матвеева,[2] И. А. Лавриненко[3]

ФЛОРА ОСТРОВА ДОЛГИЙ (БАРЕНЦЕВО МОРЕ)

O. V. LAVRINENKO, N. V. MATVEYEVA, I. A. LAVRINENKO.

FLORA OF THE DOLGIY ISLAND (BARENTS SEA)

[1] Управление Росприроднадзора по Ненецкому АО
166000 Нарьян-Мар, ул. Рабочая, 39а
E-mail: ecos@atnet.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: nadya_mat@mail .ru
[3] Дирекция особо охраняемых природных территорий НАО
166000 Нарьян-Мар, ул. Рыбников, 1а
E-mail: lavrinia@atnet.ru

Поступила 19.05.2008
Окончательный вариант получен 26.08.2008

Впервые приведены сведения о флоре о-ва Долгий, расположенного в шельфовой зоне юго-восточной части Баренцева моря в подзоне типичных тундр. Выявлено 186 видов (2 вида представлены 2 подвидами) сосудистых растений, относящихся к 41 семейству и 88 родам. По систематической структуре и соотношению географических групп флора — умеренно арктическая. Почти четверть видов растений, выявленных на территории острова, входящего в состав Государственного природного заповедника «Ненецкий», являются редкими для Ненецкого автономного округа и взяты под охрану.

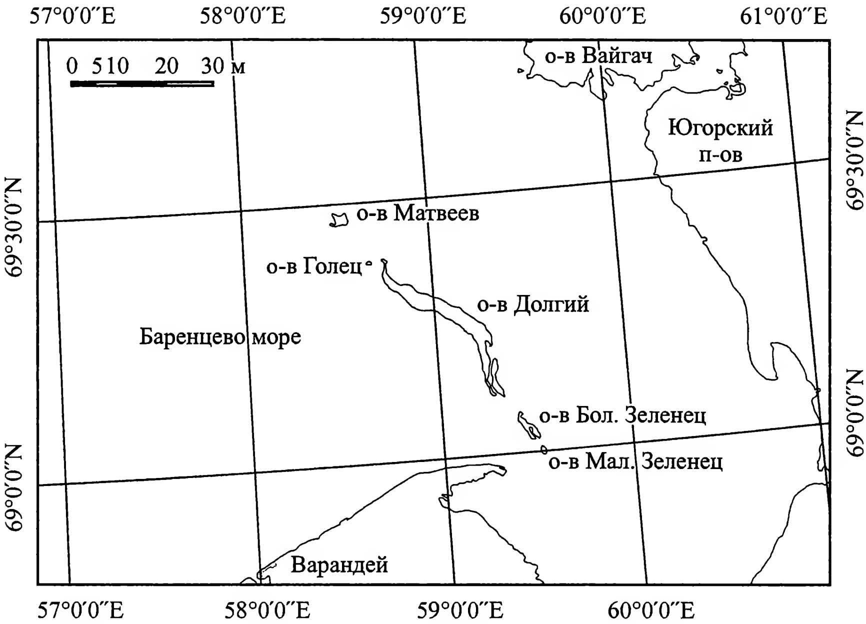
Ключевые слова: флора, о-в Долгий, Баренцево море, северо-восток европейской части России, заповедник.

Островные флоры юго-восточной части Баренцева моря до настоящего времени изучены неравномерно. Посещение ботаниками таких крупных островов, как Колгуев и Вайгач, началось еще с середины XIX в. В настоящее время на них выявлено соответственно 286 и 272 вида сосудистых растений (Сафронова, 1990; Кулиев, 2007). Что касается группы небольших островов (Матвеев, Голец, Долгий, Большой и Малый Зеленцы), расположенных в шельфовой зоне юго-восточной части Баренцева моря севернее 69° с. ш. и простирающихся с северо-востока на юго-запад на 68 км (см. рисунок), то они до конца XX столетия ботаниками не посещались. В 1991 и 1995 гг. в рамках работ МАКЭ на островах Долгий и Матвеев гербаризировал А. Н. Кулиев, но материалы им опубликованы не были (Остров.., 1999).

В 1997 г. эти острова вошли в состав Государственного природного заповедника «Ненецкий», что положило начало работам по инвентаризации биологического разнообразия этой территории.

Характеристика района исследования

Самый большой из островов — Долгий — вытянут в длину на 39 км при наибольшей ширине 3.7 км. Его площадь 93 км^2. Он сложен нерасчлененными отложениями



Картосхема района исследований.

силурийской и девонской систем, перекрытых современными морскими отложениями пляжей и низких террас (галечники, суглинки, редко пески) (Остров.., 1999).

Климат района — морской арктический. Среднемесячные температуры января — –18 °С, июля — 8 °С. Отрицательные температуры воздуха могут быть в любой месяц года. Продолжительность вегетационного периода (с температурами выше 5 °С) — 70 дней, сумма накопившегося за это время тепла — 570°. В холодное время года (с октября по март) преобладают юго-западные ветры, в теплое — ветры северных составляющих. Средняя скорость ветра изменяется от 5—6 м/с летом до 7—8 м/с зимой. Повторяемость штормового ветра (скорость 15 м/с и более) — 1—2 % в летний период и до 10—15 % — в зимний. Среднегодовое количество осадков — 400 мм, из них 65—70 % выпадает в теплый период. Устойчивый снежный покров держится 225 дней (образуется во второй декаде октября, разрушается в первой декаде июня). Из-за умеренных зимних осадков его высота в среднем 50 см. Относительная влажность воздуха — 87 %, особых пиков и спадов в течение года не наблюдается. Число дней в году с туманом — 66. В юго-восточной части Баренцева моря с ноября по июнь акватория скована льдом, с июля по октябрь — открытая вода (Атлас.., 1976; Агроклиматические.., 1986).

Рельеф острова представляет собой равнину с невысокими грядовыми возвышенностями до 10—15 м над ур. м. (наивысшая отметка 18.5 м), вытянутыми в меридиональном направлении и сложенными осадочными породами с суглинисто-щебнистым грунтом на поверхности. Понижения в мезорельефе, преимущественно в южной части острова, заняты плоскобугристыми болотами, многочисленными, разного размера, неглубокими термокарстовыми и спущенными озерами (хасыреями). У подножий холмов и гряд и на слабо наклонных поверхностях встречаются своеобразные бугристо-западинные формы рельефа. Бугры, высотой 30—50 (до 70) см, от неправильной до почти округлой формы, зачастую смыкаются, образуя кольцеобразные структуры в виде валиков вокруг пятен суглинистого грунта, или разъединены извилистыми западинами. На низких сырых берегах озер или посреди заболоченной низины одиночно или группами по 2—5 встречаются крупные (от 5—7 до 13 м в диам.) пятна оголенного грунта, окруженные валиками высотой 30—40 см. Такие формы микро- и нанорельефа развиваются в результате процессов солифлюкции и морозного пучения, обусловленных текучестью глеевых суглинков, подстилаемых многолетнемерзлыми грунтами.

По берегам острова на значительном протяжении сформирован береговой вал из гальки высотой до 5—7 м и шириной до десятка метров. Штормовые выбросы в виде бревен, досок, различных деревянных конструкций и морского мусора покрывают обращенный к морю склон берегового вала и его верхнюю часть. На выположенных участках берега в небольших вдающихся в сушу бухтах сформированы пляжи, сложенные хорошо окатанной галькой или крупным серым песком. Первая приморская терраса с отметками 3—7 м над ур. м. начинается за береговым валом или за полосой пляжей, в последнем случае край ее обрывистый, разрушающийся. Берега выдающихся в море мысов в основном также обрывистые и крутые, представляют собой выходы коренных пород в виде скал с пещерами и гротами.

В южной оконечности острова широкая протока разделяет его на 2 неравные части. В результате постоянного воздействия приливно-отливных явлений на обширных выположенных участках, прилегающих к протоке, происходит накопление илистых частиц, и на засоленных почвах формируется специфическая галофитная растительность — приморские марши. Последние приурочены также к устьям небольших речек, впадающих в море, а также к берегам озерных систем в глубине острова, соединенных с морем протоками.

Многообразие форм мезо- и микрорельефа обусловливает мозаичность почвенного покрова. К грядовым возвышенностям приурочены примитивные щебнистые почвы со слабыми следами почвообразования. Под моховыми тундрами формируются тундровые глеевые почвы. В условиях избыточного увлажнения в депрессиях рельефа развиваются болотные торфяно-глеевые почвы. В местах развития крупнополигональных форм рельефа мощность торфа до 20 см (ниже мерзлота). На низких участках, подверженных влиянию приливных или нагонных явлений, развиты аллювиально-маршевые солончаковые почвы.

Согласно схеме зонального деления и типологии растительного покрова, о-в Долгий расположен в подзоне типичных тундр (Городков, 1935, 1938; Чернов, Матвеева, 1979), которая в понимании других авторов соответствует подзоне северных гипоарктических тундр (Юрцев и др., 1978) или полосе северных тундр (Грибова, 1980).

Материал и методика

В статье обобщена информация, собранная авторами в период полевых работ в 2003—2006 гг. на о-ве Долгом с целью выявления флоры сосудистых растений и в ходе описания растительности (сделано 250 геоботанических описаний). Пешими маршрутами был охвачен весь остров — с юга на север по западному и восточному побережьям, а также по трансектам, пересекающим остров с запада на восток в его северной, центральной и южной частях. Кроме того, однодневные выезды были совершены на острова Матвеев, Голец и Большой Зеленец.

Из приведенной ниже краткой характеристики 22 основных типов растительных сообществ можно получить представление о растительности острова, а из табл. 1 — о распределении видов в пределах ландшафта и их приуроченности к тем или иным сообществам.

ТАБЛИЦА 1

Распределение сосудистых растений в ландшафтах о-ва Долгий

Таксон	Основные типы растительных сообществ и экотопов																							Географическая группа				активность
	марши			болота			тундры								комплексы			травяные сообщества		группировки растительности				по: Флора северо-востока.., 1974—1977		по: Секретарева (2004)		
	низкого уровня	среднего уровня	высокого уровня	осоково-моховые низинные	комплексные плоскобугристые		песчанково-подорожниковые	смолевково-ивовые	смолевково-дриадовые	осоково-дриадовые и осоково-дриадово-кассиопеевые	дриадово-цетрариевые	ивово-моховые (с *Salix arctica*)	ивово-моховые (с *Salix myrsinites*)	бугорковые осоково-моховые	крупнополигональные	бугристо-западинные		склоновые луга и луговины	приозерные заросли	на скальных выходах	на галечнике	на торфянистых и песчаных берегах	антропогенно измененные	долготная	широтная	долготная	широтная	
					бугры	мочажины										бугры	западины и пятна											
Equisetaceae Rich. ex DC.																												
Equisetum arvense L. s. str.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	Ц	Б	Ц	Б	5
E. arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	—	—	—	+	—	—	—	+	—	+	+	+	+	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	Ц	ГА	Ц	ГА	3
E. palustre L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	Ц	ПЛ	Ц	ПЛ	5
E. scirpoides Michx.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	Ц	ГА	Ц	АБ	4
Huperziaceae Rothm.																												
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	пА	5
Lycopodiaceae Beauv. ex Mirb.																												

Diphasiastrum alpinum (L.) Holub	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	АА	5
Sparganiaceae Rudolphi																												
Sparganium hyperboreum Laest.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	Ц	ГА	Ц	ГА	5
Juncaginaceae Rich.																												
Triglochin palustre L.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ПЛ	Ц	ПЛ	5
Poaceae Barnhart																												
Agrostis straminea C. Hartm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Евр	ГА	пЕвр	ГА	5
Alopecurus alpestris (Wahlenb.) Czer.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	Ц	АА	Евр-С	ГА-М	5
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	МА	5
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	Ц	А	Ц	пА	5
Calamagrostis deschampsioides Trin.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Ц	А	пЦ	пА	3
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	Ц	ГА	пЦ	ГА-М	5
C. groenlandica (Schrank) Kunth	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	Евр-Ам	А	пЦ	А	4
Deschampsia glauca C. Hartm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	ЕАз	АА	пЦ	МА	4
Dupontia pelligera (Rupr.) A. Löve & Ritchie	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	Ц	А	Ц	А	5
D. psilosantha Rupr.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	А	4
Festuca ovina L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	ЕАз	Б	Ц	АБ	5
F. richardsonii Hook.	—	+	+	—	—	—	—	+	+	+	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	—	Ц	А	Ц	ГА-М	3
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. & Schult.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	АА	5
H. pauciflora R. Br.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Аз-Ам	А	С-Ам	А	4

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Основные типы растительных сообществ и экотопов																							Географическая группа				активность
	марши			болота			тундры								комплексы			травяные сообщества		группировки растительности				по: Флора северо-востока.., 1974—1977		по: Секретарева (2004)		
	низкого уровня	среднего уровня	высокого уровня	осоково-моховые низинные	комплексные плоскобугристые		песчанково-подорожниковые	смолевково-ивовые	смолевково-дриадовые	осоково-дриадовые и осоково-дриадово-кассиопеевые	дриадово-цетрариевые	ивово-моховые (с *Salix arctica*)	ивово-моховые (с *Salix myrsinites*)	бугорковые осоково-моховые	крупнополигональные	бугристо-западинные		склоновые луга и луговины	приозерные заросли	на скальных выходах	на галечнике	на торфянистых и песчаных берегах	антропогенно измененные	долготная	широтная	долготная	широтная	
					бугры	мочажины										бугры	западины и пятна											
Leymus arenarius (L.) Hochst.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	Евр	Б	Евр	АБ	5
Poa alpigena (Blytt) Lindm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	Ц	АА	Ц	пА	4
P. alpigena subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. & Petrovsky	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	Ц	АА	Ц	пА	5
P. alpina L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	+	+	+	+	Ц	АА	пЦ	АА	4
P. arctica R. Br.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	Ц	А	Ц	пА	5
P. pratensis L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Ц	Б	Ц	АБ	5
P. supina Schrad.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	С	Б	С	Б	5
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand & Redf.	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	Ц	А	Ц	А	4
P. coartrata Fern. & Weath.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	Амф	А	вАм-Евр	А	5

P. phryganodes (Trin.) Scribn. & Merr.	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	А	3
P. pulvinata (Fries) V. Krecz.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	Евр	А	Евр	АБ	5
Trisetum spicatum (L.) Richt.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	Ц	АА	Ц	пА	5
Cyperaceae Juss.																												
Carex aquatilis Wahlenb.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	Ц	Б	Ц	Б	3
C. arctisibirica (Jurtz.) Czer.	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	Евр-С	А	вЕвр-С	МА	4
C. bicolor All.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	пЦ	АА	5
C. chordorrhiza Ehrh.	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	Б	Ц	АБ	5
C. concolor R. Br.	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	+	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	МА	4
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	С-Ам	А	С-Ам	ГА-М	5
C. glacialis Mackenz.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	АА	4
C. glareosa Wahlenb.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Ц	ГА	Ц	ГА	3
C. lachenalii Schkuhr	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	АА	4
C. mackenziei V. Krecz.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА	АО	ГА	5
C. maritima Gunn.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	Ц	А	Ц	пА	5
C. misandra R. Br.	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	+	—	Ц	А	Ц	МА	3
C. quasivaginata Clarke	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	ГА-М	5
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	пА	2
C. redowskiana C. A. Mey.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	С	ГА	еС	АБ	4
C. rotundata Wahl.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА-М	Ц	ГА-М	4
C. rupestris All.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	АА	3
C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	С-Ам	АА	С-Ам	ГА-М	5
C. subspathacea Wormsk. ex Hornem.	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	пА	3

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Основные типы растительных сообществ и экотопов																							Географическая группа				активность
	марши			болота			тундры								комплексы			травяные сообщества		группировки растительности				по: Флора северо-востока., 1974—1977		по: Секретарева (2004)		
	низкого уровня	среднего уровня	высокого уровня	осоково-моховые низинные	комплексные плоскобугристые		песчанково-подорожниковые	смолевково-ивовые	смолевково-дриадовые	осоково-дриадовые и осоково-дриадово-кассиопеевые	дриадово-цетрариевые	ивово-моховые (с *Salix arctica*)	ивово-моховые (с *Salix myrsinites*)	бугорковые осоково-моховые	крупнополигональные	бугристо-западинные		склоновые луга и луговины	приозерные заросли	на скальных выходах	на галечнике	на торфянистых и песчаных берегах	антропогенно измененные	долготная	широтная	долготная	широтная	
					бугры	мочажины										бугры	западины и пятна											
Eriophorum medium Anderss.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА	Ц	ГА	4
E. polystachion L.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	Ц	Б	Ц	АБ	4
E. russeolum Fries	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ЕАз	ГА	вАм-Евр-зС	ГА	4
E. scheuchzeri Hoppe	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	АА	4
E. vaginatum L.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА	Ц	ГА	4
Juncaceae Juss.																												
Juncus arcticus Willd.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	ГА-М	5
J. biglumis L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	Ц	АА	Ц	АА	4
J. triglumis L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	ЕАз	АА	Ц	АА	5
Luzula confusa Lindeb.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	АА	4

L. frigida (Buchenau) Sam.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Евр	ГА	Евр-зС	ГА	5
L. nivalis (Laest.) Spreng.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	А	5
L. wahlenbergii Rupr.	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	пА	3
Melanthiaceae Batsch																												
Tofieldia pusilla (Michx.) Pers.	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	ГА-М	3
Alliaceae J. Agardh																												
Allium schoenoprasum L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Ц	Б	Ц	АБ	4
Orchidaceae Juss.																												
Corallorrhiza trifida Chatel.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	Ц	Б	Ц	Б	5
Salicaceae Mirb.																												
Salix arctica Pall.	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	—	+	—	+	+	—	—	—	+	—	—	Ц	А	Ц	пА	2
S. glauca L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	Ц	ГА-М	Ц	ГА-М	5
S. hastata L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Ц	ГА-М	ЕАз-зАм	АБ-М	5
S. lanata L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	ЕАз	ГА-М	Евр-С	ГА-М	4
S. lapponum L.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Евр-зС	Б-ГА	Евр-зС	АБ	5
S. myrsinites L.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	Евр	А	Евр	пА	3
S. nummularia Anderss.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	С	АА	вЕАз	АА	3
S. phylicifolia L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Евр-зС	Б-ГА	Евр-зС	АБ	5
S. polaris Wahlenb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	ЕАз	АА	ЕАз-зАм	МА	4
S. reptans Rupr.	—	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	+	+	—	С	А	ЕАз	пА	2
S. reticulata L.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—	—	—	—	+	—	Ц	АА	Ц	АА	3
Betulaceae S. F. Gray																												
Betula nana L.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	Амф	ГА	Евр-зС	ГА	3

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Основные типы растительных сообществ и экотопов																						Географическая группа				активность
	марши			болота			тундры								комплексы			травяные сообщества		группировки растительности				по: Флора северо-востока.., 1974—1977		по: Секретарева (2004)		
	низкого уровня	среднего уровня	высокого уровня	осоково-моховые низинные	комплексные плоскобугристые		песчанково-подорожниковые	смолевково-ивовые	смолевково-дриадовые	осоково-дриадовые и осоково-дриадово-кассиопеевые	дриадово-цетрариевые	ивово-моховые (с *Salix arctica*)	ивово-моховые (с *Salix myrsinites*)	бугорковые осоково-моховые	крупнополигональные	бугристо-западинные		склоновые луга и луговины	приозерные заросли	на скальных выходах	на галечнике	на торфянистых и песчаных берегах	антропогенно измененные	долготная	широтная	долготная	широтная	
					бугры	мочажины										бугры	западины и пятна											
Polygonaceae Juss.																												
Bistorta major S. F. Gray	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	ЕАз	Б	Евр-С	Б	4
B. vivipara (L.) S. F. Gray	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	—	+	—	Ц	АА	Ц	АА	3
Koenigia islandica L.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	АА	5
Portulacaceae Juss.																												
Montia fontana L.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	Б	пЦ	АБ	5
Caryophyllaceae Juss.																												
Arenaria pseudofrigida (Ostenf. & Dahl) Juz. ex Schischk.	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	Амф	А	пЕвр	пА	3

Cerastium jenissejense Hult.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	Ц	ГА	ЕАз-зАм	ГА-М	4
C. regelii Ostenf. subsp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	А	5
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. & Kozhanczikov	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	пЦ	АА	4
G. furcata (Raf.) Hult	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	Ц	А	пЦ	пА	5
Honckenya oblongifolia Torr. & Gray	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	Ц	А	Ц	А	4
Minuartia rubella (Wahl.) Hiern	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+	—	Ц	А	Ц	МА	5
M. stricta (Sw.) Hiern	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	С	ГА-М	пЦ	ГА-М	5
Sagina intermedia Fenzl	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	пА	5
Silene acaulis (L.) Jacq.	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	Амф	АА	Ч-Ам-Евр	АА	3
Stellaria crassifolia Ehrh.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА	Ц	АБ	5
S. humifusa Rottb.	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	Ц	А	Ц	пА	3
S. peduncularis Bunge	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	+	—	+	—	+	—	—	—	+	—	ЕАз	АА	еС	ГА-М	4
Ranunculaceae Juss.																												
Caltha arctica R. Br.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	Аз-Ам	А	С-ЗАм	А	4
Ranunculus lapponicus L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА	Ц	ГА	5
R. monophyllus Ovcz.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	ЕАз	Б	вАм-ЕАз	АБ	5
R. pallasii Schlecht.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	Ц	А	Ц	А	5
R. propinquus C. A. Mey.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	ЕАз	ГА	Евр-С	АБ	4
R. samojedorum Rupr.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	Ц	А	Ц	А	5
R. tricrenatus (Rupr.) Jurtz. & Petrovsky	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	А	5
Thalictrum alpinum L.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	Ц	АА	Ц	АА	4

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Основные типы растительных сообществ и экотопов																							Географическая группа				активность
	марши			болота			тундры								комплексы			травяные сообщества		группировки растительности				по: Флора северо-востока.., 1974—1977		по: Секретарева (2004)		
					комплексные плоскобугристые											бугристо-западинные												
	низкого уровня	среднего уровня	высокого уровня	осоково-моховые низинные	бугры	мочажины	песчанково-подорожниковые	смолевково-ивовые	смолевково-дриадовые	осоково-дриадовые и осоково-дриадово-кассиопеевые	дриадово-цетрариевые	ивово-моховые (с *Salix arctica*)	ивово-моховые (с *Salix myrsinites*)	бугорковые осоково-моховые	крупнополигональные	бугры	западины и пятна	склоновые луга и луговины	приозерные заросли	на скальных выходах	на галечнике	на торфянистых и песчаных берегах	антропогенно измененные	долготная	широтная	долготная	широтная	
Papaveraceae Juss.																												
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	ЕАз	А	вЕвр-зС	пА	4
P. polare (Tolm.) Perf.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	Ц	А	Ц	А	5
Brassicaceae Burnett																												
Arabis alpina L.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	Амф	АА	вАм-Евр-зС	АА	4
Braya purpurascens (R. Br.) Bunge	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	А	пЦ	А	5
Cardamine pratensis L.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	Ц	Б	Ц	ГА	4
Cochlearia arctica Schlecht. ex DC.	—	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	Ц	А	Ц	А	4

C. groenlandica L.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	Ц	А	Ц	А	4
Draba alpina L.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	Ц	АА	Ц	АА	5
D. fladnizensis Willd.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	ЕАз	АА	пЦ	АА	5
D. glacialis Adams	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	ЕАз	А	вЕвр-С	А	5
D. hirta L.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	+	+	—	+	—	+	—	+	+	+	+	Ц	ГА	Ц	ГА-М	4
D. kjellmanii Lid ex Ekman	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	Евр	А	Евр	А	5
D. norvegica Gunn.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	Амф	А	вАм-Евр	пА	4
D. pohlei Tolm.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	+	—	С	А	С	А	4
D. subcapitata Simm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	Ц	А	пЦ	А	5
D. sibirica (Pall.) Thell.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	+	—	—	+	—	—	Евр-С	ГА-М	вЕвр-С	АБ-М	4
Eutrema edwardsii R. Br.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	+	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	АА	4
Crassulaceae DC.																												
Rhodiola rosea L.	—	+	+	—	—	—	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—	ЕАз-Ам	ГА	пЦ	АБ-М	3
Saxifragaceae Juss.																												
Chrysosplenium alternifolium L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	Ц	Б	ЕАз	АБ	4
C. tetrandrum (Lund ex Malmgr.) Th. Fries	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	Аз-Ам	А	пЦ	А	5
Saxifraga aizoides L.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	Амф	АА	вАм-Евр	АА	3
S. cernua L.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	Ц	АА	Ц	АА	3
S. cespitosa L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	Ц	АА	Ц	АА	4
S. foliolosa R. Br.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	АА	4
S. hieracifolia Woldst. & Kit.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	АА	4
S. hirculus L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	+	+	—	+	—	—	—	—	Ц	ГА	Ц	АБ	3
S. nivalis L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	АА	5
S. oppositifolia L.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	Ц	АА	пЦ	АА	3
S. rivularis L.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	вАм-Евр	МА	5
Parnassiaceae S. F. Gray																												
Parnassia palustris L.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	Ц	Б	ЕАз	Б	4

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Основные типы растительных сообществ и экотопов																						Географическая группа				активность
	марши			болота			тундры								комплексы			травяные сообщества		группировки растительности				по: Флора северо-востока.., 1974—1977		по: Секретарева (2004)		
	низкого уровня	среднего уровня	высокого уровня	осоково-моховые низинные	комплексные плоскобугристые		песчанково-подорожниковые	смолевково-ивовые	смолевково-дриадовые	осоково-дриадовые и осоково-дриадово-кассиопеевые	дриадово-цетрариевые	ивово-моховые (с *Salix arctica*)	ивово-моховые (с *Salix myrsinites*)	бугорковые осоково-моховые	крупнополигональные	бугристо-западинные		склоновые луга и луговины	приозерные заросли	на скальных выходах	на галечнике	на торфянистых и песчаных берегах	антропогенно измененные	долготная	широтная	долготная	широтная	
					бугры	мочажины										бугры	западины и пятна											
Rosaceae Juss.																												
Alchemilla murbeckiana Bus.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	ЕАз	АА	Евр-зС	АА	5
Comarum palustre L.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	Ц	Б	Ц	АБ	4
Dryas octopetala L. subsp. *subincisa* Jurtz.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	вАм-Евр-зС	пА	2
Potentilla crantzii (Crantz) G. Beck ex Fritsch	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	Амф	АА	вАм-Евр	ГА-М	4
P. egedii Wormsk.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА	пЦ	ГА	4
P. pulchella R. Br.	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	Ц	А	пЦ	А	4
Rubus chamaemorus L.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА	Ц	ГА	3
Fabaceae Lindl.																												
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	ЕАз	АА	Евр-С	МА	3

Oxytropis sordida (Willd.) Pers.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	ЕАз	А	Евр-С	пА	4
Empetraceae S. F. Gray																												
Empetrum hermaphroditum Hagerup	—	+	+	—	+	—	—	+	+	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	+	—	ЕАз	ГА	вАм-Евр-зС	ГА-М	2
Violaceae Batsch																												
Viola biflora L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	ЕАз	АА	ЕАз-зАм	ГА-М	5
Onagraceae Juss.																												
Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	ЕАз	АА	Ц	ГА-М	5
E. palustre L.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	Ц	Б	Ц	АБ	5
Hippuridaceae Link																												
Hippuris lanceolata Retz.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА	пЦ	ГА	4
H. tetraphylla L.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	А	пЦ	ГА	4
H. vulgaris L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	Ц	Б	Ц	ПЛ	4
Apiaceae Lindl.																												
Pachypleurum alpinum Ledeb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	ЕАз	АА	ЕАз	АА	5
Pyrolaceae Dumort.																												
Pyrola grandiflora Radius	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	Ц	А	Ц	АБ-М	5
P. minor L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	Ц	Б	Ц	АБ	5
Ericaceae Juss.																												
Andromeda polifolia L. subsp. *pumila* V. Vinogradova	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА-М	Ц	ГА-М	5
Arctous alpina (L.) Niedenzu	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	Ц	АА	Ц	ГА-М	5

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Основные типы растительных сообществ и экотопов																						Географическая группа				активность
	марши			болота			тундры								комплексы			травяные сообщества		группировки растительности				по: Флора северо-востока.., 1974—1977		по: Секретарева (2004)		
	низкого уровня	среднего уровня	высокого уровня	осоково-моховые низинные	комплексные плоскобугристые		песчанково-подорожниковые	смолевково-ивовые	смолевково-дриадовые	осоково-дриадовые и осоково-дриадово-кассиопеевые	дриадово-цетрариевые	ивово-моховые (с *Salix arctica*)	ивово-моховые (с *Salix myrsinites*)	бугорковые осоково-моховые	крупнополигональные	бугристо-западинные		склоновые луга и луговины	приозерные заросли	на скальных выходах	на галечнике	на торфянистых и песчаных берегах	антропогенно измененные	долготная	широтная	долготная	широтная	
					бугры	мочажины										бугры	западины и пятна											
Cassiope tetragona (L.) D. Don.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	Аз-Ам	А	пЦ	МА	3
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Аз-Ам	ГА	еС-Ам	ГА-М	5
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА	Ц	ГА-М	3
V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА	Ц	ГА-М	3
Primulaceae Vent.																												
Androsace arctisibirica (Korobkov) Probat.	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	Аз-Ам	А	С-зАм	пА	3
Primula farinosa L.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	ЕАз	АБ	ЕАз	Б	4
P. stricta Hornem.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	Амф	А	Ам-Евр	пА	5

Limoniaceae Ser.																												
Armeria labradorica Wallr.	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	Евр-С	А	Евр-С	А	4
Gentianaceae Juss.																												
Comastoma tenellum (Rottb.) Toyokuni	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	Ц	ГА-М	Ц	АА	5
Polemoniacea Juss.																												
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. & Schult.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	Ц	ГА	ЕАз-зАм	пА	3
Boraginaceae Juss.																												
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	ЕАз	АА	ЕАз	АА	3
Myosotis asiatica (Vestergen) Schischk. et Serg.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+	Ц	АА	ЕАз-ЗАм	АА	4
Scrophulariacea Juss.																												
Pedicularis amoena Adam ex Stev.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	Аз	АА	С	АА	3
P. dasyantha Hadač	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	ЕАз	А	Евр-С	А	4
P. hirsuta L.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	ЕАз-Ам	А	вАм-ЕАз	пА	4
P. lapponica L.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА-М	Ц	ГА-М	5
P. oederi Vahl	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	+	—	ЕАз-Ам	АА	ЕАз-зАм	АА	3
P. sudetica Willd. subsp. *arctoeuropaea* Hult.	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	Евр	А	вЕвр	А	4
Lentibulariaceae Rich.																												
Pinguicula alpina L.	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—	—	—	Ц	ГА-М	Евр-С	ГА-М	3

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Основные типы растительных сообществ и экотопов																							Географическая группа				активность
	марши			болота			тундры								комплексы			травяные сообщества		группировки растительности				по: Флора северо-востока.., 1974—1977		по: Секретарева (2004)		
					комплексные плоскобугристые											бугристо-западинные												
	низкого уровня	среднего уровня	высокого уровня	осоково-моховые низинные	бугры	мочажины	песчанково-подорожниковые	смолевково-ивовые	смолевково-дриадовые	осоково-дриадовые и осоково-дриадово-кассиопеевые	дриадово-цетрариевые	ивово-моховые (с *Salix arctica*)	ивово-моховые (с *Salix myrsinites*)	бугорковые осоково-моховые	крупнополигональные	бугры	западины и пятна	склоновые луга и луговины	приозерные заросли	на скальных выходах	на галечнике	на торфянистых и песчаных берегах	антропогенно измененные	долготная	широтная	долготная	широтная	
· *Plantaginaceae* Juss.																												
Plantago schrenkii C. Koch	+	+	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	ЕАз	А	вАм-Евр	ГА	3
Valerianaceae Batsch																												
Valeriana capitata Pall. ex Link	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	ЕАз-АМ	АА	ЕАз-зАм	ГА-М	5
Asteraceae Dumort.																												
Achillea apiculata Orlova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	Евр	ГА	Евр	ГА	5
Arctanthemum hultenii (A. & D. Löve) Tzvel.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Аз	А	пЦ	А	4
Artemisia borealis Pall.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	С	ГА	еС-Ам	ГА-М	5

A. tilesii Ledeb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	Аз-Ам	А	еС-зАм	пА	4
Petasites frigidus (L.) Fries	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	Ц	ГА	ЕАз-зАм	АБ	3
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	Ц	ГА	вЕАз-зАм	ГА	5
Tephroseris atropurpurea (Ledeb.) Holub	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	С	А	С	АА	5
T. integrifolia (L.) Holub	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	ЕАз	ГА	ЕАз	ПЛ	5
T. palustris (L.) Reichenb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	Ц	А	пЦ	АБ	4
T. tundricola (Tolm.) Holub	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	С	А	С	пА	3
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	Ц	А	Ц	А	4
Всего видов	4	27	19	34	16	17	19	31	35	44	28	55	36	36	23	63	55	51	21	11	32	41	15					

Примечание. Географическая группа (по: Флора северо-востока.., 1974—1977): широтная: А — арктическая, АА — арктоальпийская, ГА — гипоарктическая, ГА-М — гипоаркто-монтанная (=гипоаркто-альпийская), Б-ГА — бореально-гипоарктическая, Б — бореальная, ПЛ — полизональная; долготная: Ц — циркумполярная, ЕАз-Ам — евразийско-американская, Амф — амфиатлантическая, Евр-Ам — европейско-американская, Аз-Ам — азиатско-американская, С-Ам — сибирско-американская, ЕАз — евразийская, Евр-С — евросибирская, Евр — европейская, Евр-зС — европейско-западносибирская, Аз — азиатская, С — сибирская. Географическая группа (по: Секретарева, 2004): широтная: А — арктическая, пА — преимущественно арктическая, МА — метаарктическая, АА — арктоальпийская, ГА — гипоарктическая, ГА-М — гипоаркто-монтанная, АБ — арктобореальная, АБ-М — арктобореально-монтанная, Б — бореальная, ПЛ — полизональная; долготная: Ц — циркумполярная, пЦ — почти циркумполярная, АО — амфиокеаническая, вАм-Евр — восточноамериканско-европейская, вАм-Евр-зС — те же, но проникающие в западную часть Сибири, С-Ам — сибирско-американская, еС-Ам — те же, но заходящие на северо-восток европейской части, Ам-Евр — американско-европейская, Ч-Ам-Евр — чукотско-американско-европейская, ЕАз — евразийская, ЕАз-зАм — евразийско-западноамериканская, вЕАз — восточноевразийская, вЕАз-зАм — восточноевразийско-западноамериканская, вАм-ЕАз — восточноамериканско-евразийская, Евр-С — евросибирская, вЕвр-С — восточноевропейско-сибирская, Евр — европейская, пЕвр — преимущественно европейская, Евр-зС — европейско-западносибирская, вЕвр — восточноевропейская, вЕвр-зС — восточноевропейско-западносибирская, С — сибирская, еС — те же, но заходящие на северо-восток европейской части, С-зАм — сибирско-западноамериканская, еС-зАм — те же, но заходящие на северо-восток европейской части. Ступени активности: 2 — высокоактивный, 3 — среднеактивный, 4 — малоактивный, 5 — неактивный.

Приморские марши: низкого уровня — систематически заливаются приливными водами, с единичными видами растений, выдерживающими подобный режим засоления и обводнения (литоральные галофиты, диагностирующие этот уровень маршей, — *Puccinellia phryganodes, Carex subspathacea* и *Stellaria humifusa*); среднего уровня — приурочены к более возвышенным элементам рельефа, полностью заливаются солоноватой водой лишь во время сильных приливов, а дважды в сутки испытывают подтопление приливной водой (кроме *Carex subspathacea* встречаются *C. glareosa, Calamagrostis deschampsioides, Plantago schrenkii, Potentilla egedii* и *Arctanthemum hultenii*, в напочвенном покрове есть *Bryum salinum*), обычны озерки с солоноватой водой с зарослями *Hippuris tetraphylla* и *H. lanceolata*; высокого уровня — испытывают воздействие солоноватых вод лишь в виде подтопления и брызг при наиболее сильных приливах и штормах, однако во время сизигийных приливов и осенних нагонов могут быть затоплены морской водой (в травостое доминируют *Calamagrostis deschampsioides, Carex glareosa, Festuca richardsonii*, постоянно присутствуют *Parnassia palustris, Rhodiola rosea* и *Salix reptans* (до 25 % покрытия); в напочвенном покрове — мхи из родов *Bryum* и *Campylium*, *Sanionia uncinata*, лишайники *Cladonia cariosa* и *C. acuminata*).

Болота: осоково-моховые низинные — расположены в депрессиях вокруг пресноводных озер и на днищах хасыреев (доминируют *Carex aquatilis* и *C. rariflora*, которые образуют моно- или смешанные ценозы с покрытием 25—75 %; в зависимости от доминирующих мхов сообщества могут быть осоково-сфагновыми и осоково-гипновыми); комплексные плоскобугристые — представлены плоскими столообразными торфяными буграми (а) овальной или четырехугольной формы, высотой до 0.5 м, с кустарничково-лишайниковым (кладониевым) или кустарничково-лишайниково-моховым покровом и осоково-моховыми мочажинами (б).

Тундры: песчанково-подорожниковые — приурочены к обрывистому краю первой приморской террасы, сложены *Plantago schrenkii* (что свидетельствует о слабом засолении грунтов, испытывающих воздействие со стороны моря в виде импульверизации и штормовых брызг) и *Arenaria pseudofrigida*, образующей подушкообразные дерновинки, у нее растительный покров не сомкнут (покрытие до 30 %); смолевково-ивовые — расположены полосой шириной 30—50 м дальше от края приморской террасы, растительный покров не сомкнут (покрытие 15—35 %), горизонтальная структура спорадично-пятнистая или регулярно-циклическая (доминируют *Silene acaulis, Salix arctica, S. reptans* и *S. nummularia*, постоянны *Rhodiola rosea, Plantago schrenkii, Bistorta vivipara* и *Armeria labradorica*); смолевково-дриадовые — чередуются со смолевково-ивовыми, занимая аналогичное положение в рельефе, растительный покров не сомкнут (покрытие до 50 %), горизонтальная структура спорадично-пятнистая или нерегулярно-мозаичная (доминируют *Dryas octopetala*, образующая куртины или шпалеры, *Salix nummularia* и *S. reticulata, Silene acaulis, Androsace arctisibirica* и *Saxifraga oppositifolia*); осоково-дриадовые и осоково-дриадово-кассиопеевые — приурочены к верхним выположенным частям крупных холмов и грядовых возвышений, для которых характерны сухость и бедность почв, малоснежность, резкий перепад температур и близкое залегание мерзлоты, растительный покров местами разорван, покрытие до 80 % (доминируют осоки *Carex rupestris* и *C. misandra*, кустарнички *Cassiope tetragona, Dryas octopetala* и лишайники *Flavocetraria nivalis* и *Thamnolia vermicularis*, малиновый аспект придает постоянно присутствующий *Pedicularis amoena*); дриадово-цетрариевые — встречаются редко у подножия приморской террасы, которая начинается сразу за береговым валом, нанорельеф пологобугристый (на поверхности щебнисто-суглинистых бугров 15—30 см выс. и 1—1.5 м в диам. доминируют *Flavocetraria nivalis* (до 50 %), *Dryas octopetala, Silene acaulis*; бугры прерываются пятнами грунта с редкими *Braya purpurascens, Pinguicula alpina, Saxifraga aizoides, Tofieldia pusilla*; на покатых склонах бугров обычна *Cassiope tetragona*); ивово-моховые (с *Salix arctica*) — занимают выровненные поверхности или пологие склоны на приморской террасе, рельеф у них пологобугристый (бугры покрыты мхами *Tomentypnum nitens*, *Brachythecium turgidum*, в надземном ярусе доминирует *Salix arctica*, постоянно присутствует *S. reptans*, реже — *S. polaris* (общее покрытие ив до 60 %), нередки гигрофильные *Cardamine pratensis, Luzula wahlenbergii, Saxifraga hirculus, S. cernua, S. foliolosa* и *Carex rari-flora*); ивово-моховые (с *Salix myrsinites*) — приурочены к пониженным участкам и впадинам, микрорельеф от выположенного до бугристого, в последнем случае сообщества приурочены к буграм округлой формы до 1 м в диам. и 40 см выс. (покрытие *Salix myrsinites* до 60 %, в моховом покрове доминируют *Hylocomium splendens, Tomentypnum nitens* и *Aulacomnium turgidum*, в травяном — *Carex rari-flora, C. concolor, Eriophorum polystachion, Petasites frigidus, Saxifraga hirculus, S. hieracifolia*); бугорковые осоково-моховые — занимают обширные умеренно заболоченные слабовогнутые и плоские участки на водоразделах преимущественно в южной части острова, внешне однородный осоково-моховый покров (с доминированием *Carex rariflora, C. arctisibirica, Hylocomium splendens, Tomentypnum nitens* и *Aulacomnium turgidum*) сомкнут, к рассеянным округлым бугоркам 10—20 см выс. и до 40 см в диам. приурочены *Andromeda polifolia, Betula nana, Empetrum hermaphroditum, Salix arctica.*

Комплексы: крупнополигональные — занимают возвышенные плоские водораздельные участки, на полигонах (5—30 м в диам. от округлой до многоугольной формы) в кустарничково-лишайниковом покрове могут доминировать как лишайники (кладониевые сообщества), так и кустарнички (вороничники с вкраплениями лишайников), постоянно встречаются *Vaccinium vitis-idaea* и *Rubus chamaemorus*; в слабо выраженных ложбинах между полигонами развит воронично-морошково-моховый покров, в более глубоких (до 30 см) — морошково-сфагновый, в наиболее глубоких, зачастую обводненных (до 50 см) — осоково-моховой; бугристо-западинные — приурочены к перегибам рельефа и подошвам склонов, часто обрамляют холмы и гряды: покров на буграх (а) представлен различными сообществами — от пятнистых дриадово (кассиопеево)-цетрариевых до ивово (*Salix myrsinites*)-осоково-моховых, но всегда с разнотравьем (*Bistorta vivipara, B. major, Equisetum scirpoides, Eritrichium villosum, Hedysarum arcticum, Oxytropis sordida, Pedicularis oederi, P. dasyantha, Tephroseris tundricola, Valeriana capitata* и др.); у них на днищах западин (б) имеются участки, покрытые мхами, корочками печеночников, водорослей и лишайников, а также пятна открытого суглинка и/или щебенки.

Травяные сообщества: склоновые луга и луговины — занимают незначительную площадь, развиты вдоль ручьев и небольших речек, а также по склонам ложбин, в местах впадения речек в море испытывают засоление, сюда же отнесены заросли разнотравья вокруг песцовых нор, где наиболее характерны *Allium schoenoprasum, Artemisia tilesii, Myosotis asiatica, Pachypleurum alpinum, Polemonium acutiflorum, Potentilla crantzii*; приозерные заросли гигрофитов: в воде — *Sparganium hyperboreum*; у кромки воды (сплошные заросли) — *Carex aquatilis, Arctophila fulva, Petasites frigidus*; по сырым берегам — *Caltha arctica, Ranunculus pallasii, Hippuris vulgaris.*

Группировки растительности: на скальных выходах — представлены пятнами эпилитов (*Xanthoria elegans*), других лишайников (*Bryoria chalybeiformis,* *Hypogymnia subobscura, Physconia muscigena*), а также сосудистых растений (*Cochlearia groenlandica, Draba hirta, Festuca ovina, Minuartia rubella, Poa arctica*) и мхов (*Ceratodon purpureus, Syntrichia ruralis*) на мелкоземе в трещинах скал, скалистые выступы здесь зачастую являются местами птичьих посадок, чем обусловлено скопление здесь нитрофильных видов; на прибрежном галечнике и галечниковых береговых валах с *Arabis alpina, Draba hirta, D. fladnizensis, D. sibirica, Honckenya oblongifolia, Papaver lapponicum, Poa alpina, Puccinellia angustata, P. pulvinata, Saxifraga oppositifolia*; на обрывистых разрушающихся торфяных и песчаных берегах по краю первой приморской террасы с *Leymus arenarius, Potentilla pulchella, Tanacetum bipinnatum, Tripleurospermum hookeri*; антропогенно измененные вокруг заброшенных строений с *Alopecurus pratensis, Equisetum arvense*, *Poa alpigena* subsp. *colpodea, P. supina,* а также с редкими кустами ив *Salix glauca* и *S. lanata.*

В списке сосудистых растений (табл. 1) семейства расположены по системе Энглера, роды и виды — по алфавиту. Латинские названия видов сосудистых растений приведены в основном по сводке С. К. Черепанова (1995). Номенклатура *Carex maritima* Gunn. и *Gastrolychnis furcata* (Raf.) Hult. соответствует более поздним флористическим работам: Т. В. Егорова (1999) и «Флора Восточной Европы» (2004).

Для каждого вида дана информация о принадлежности к географической группе и активности в ландшафте. При проведении географического анализа использован принцип биогеографических координат с указанием принадлежности к широтным и долготным группам (Юрцев, 1968; Юрцев, Камелин, 1991). Географические характеристики видов приведены как по широко используемой флористами и геоботаниками, работающими на европейском Севере, «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1974—1977), так и по недавно опубликованной работе Н. А. Секретаревой (2004), которая провела ревизию информации о географическом распространении видов Российской Арктики с учетом новых сведений по флорам отдельных регионов и общему распространению видов, появившихся после завершения публикации многотомной сводки «Арктическая флора СССР» (1960—1987).

Активность вида — показатель, учитывающий экологическую амплитуду вида, его обилие и встречаемость в разных экотопах и в целом отражающий меру преуспевания вида в ландшафте (Юрцев, 1968), оценена на основании информации об обилии и встречаемости видов в геоботанических описаниях, а также маршрутных наблюдений. Из 5 ступеней использованы 4: высокоактивный, среднеактивный, малоактивный и неактивный вид.

Гербарные образцы хранятся в Гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO).

Результаты и обсуждение

Богатство флоры. Для о-ва Долгий в настоящее время выявлено 186 видов (2 вида представлены 2 подвидами) сосудистых растений, относящихся к 41 семейству и 88 родам (табл. 1). В подзоне типичных тундр европейского северо-востока число видов в конкретных флорах колеблется от 150 до 200 (Ребристая, 1977). Флора о-ва Долгий сопоставима по видовому богатству с конкретными флорами побережья Югорского п-ова (169 видов известно для пос. Амдермы и 186 — для пос. Усть-Кары), но беднее флоры бухты Варнека (241 вид) на юге о-ва Вайгач

ТАБЛИЦА 2

Спектр ведущих семейств и родов флоры о-ва Долгий

Семейство	Число видов	Место	Род	Число видов	Место
Poaceae	25	1	*Carex*	19	1
Cyperaceae	24	2	*Salix*	11	2
Brassicaceae	15	3	*Draba*	9	3—4
Caryophyllaceae	13	4	*Saxifraga*	9	3—4
Asteraceae	11	5—7	*Pedicularis*	6	5—6
Salicaceae	11	5—7	*Ranunculus*	6	5—6
Saxifragaceae	11	5—7	*Poa*	5	7—8
Ranunculaceae	8	8	*Eriophorum*	5	7—8
Juncaceae	7	9—10	*Luzula*	4	9—11
Rosaceae	7	9—10	*Puccinellia*	4	9—11
Ericaceae	6	11—12	*Tephroseris*	4	9—11
Scrophulariacea	6	11—12	*Juncus*	3	12

(Кулиев, 2007). Пропорции флоры (соотношение числа семейств, родов, видов) о-ва Долгий — 1 : 2.1 : 4.5, что близко к конкретным флорам побережья Югорского п-ова (1 : 2.6 : 5.1) и юга о-ва Вайгач (1 : 2.5 : 5.6), но отличается от них в сторону несколько меньшего числа видов и родов, приходящихся в среднем на 1 семейство. Некоторая родовая и видовая обедненность при полной представленности семейств, возможно, объясняется изолированностью и малой площадью острова.

Систематический анализ. Систематический спектр флоры о-ва Долгий с доминированием 5 основных семейств — *Poaceae, Cyperaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae* и *Asteraceae* (табл. 2) — характерен для всех арктических флор. Вхождение в число ведущих семейств *Salicaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Saxifragaceae, Juncaceae* и *Scrophulariacea* отмечено для конкретных флор типичных тундр северо-востока европейской части России (Ребристая, 1977), а более высокое положение *Brassicaceae* (15 видов) по отношению к *Asteraceae* (11) сближает флору о-ва Долгий с конкретными флорами сибирской Арктики. Десять ведущих семейств объединяют 70 % видов (табл. 3), что является чертой умеренно арктиче-

ТАБЛИЦА 3

Показатели систематической структуры флоры о-ва Долгий

Показатель	Величина
Число	
видов	186
родов	88
семейств	41
Среднее число видов в	
роде	2.1
семействе	4.5
Доля (%) видов в 10 ведущих	
родах	41.5
семействах	70
Доля (%) 1—2 видовых	
родов	80.5
семейств	61

ских флор. В рассматриваемой флоре наиболее богаты видами роды *Carex, Salix, Draba* и *Saxifraga*. Первые 2 широко распространены во всей тундровой зоне и нередко выступают в качестве доминантов растительных сообществ, 2 других занимают высокое положение в конкретных флорах подзоны арктических тундр. Значительная доля семейств и родов с 1—2 видами (61.0 и 80.5 % соответственно) подчеркивает арктический характер флоры.

Географический анализ. Широтные группы представлены арктической, гипоарктической и бореальной фракциями; долготные — группами с амфиокеаническими, азиатско-американскими, преимущественно американскими, евразийскими, европейскими, азиатскими и циркумареалами.

В соответствии с представлениями о принадлежности видов к широтным группам по сводке «Флора...» (1974—1977) во флоре о-ва Долгий преобладают таксоны (учтены подвиды) арктической фракции — 63.3 % (табл. 4), что сопоставимо с суммарной долей арктических и арктоальпийских видов в конкретных флорах подзоны типичных тундр на востоке Большеземельской тундры — 62—73 % (Ребристая, 1977) и на юге о-ва Вайгач — 63.5 % (Кулиев, 2007). Виды гипоарктической и бореальной фракций составляют 1/3 флоры, при этом доля бореальных (13.8 %) также находится в пределах значений (12—15 %), известных для конкретных флор рассматриваемого региона.

Однако если принять трактовку распространения видов по Н. А. Секретаревой (2004), то доля таксонов арктической фракции в островной флоре о-ва Долгий значительно меньше — 55.3 %, а гипоарктической (25 %) и бореальной (19.7 %) больше. На наш взгляд, эти соотношения вернее отражают зональное положение территории. Уменьшение числа арктических и арктоальпийских видов отмечается из-за увеличения доли видов как гипоарктической, так и бореальной фракции (табл. 4). *Pyrola grandiflora* и *Puccinellia pulvinata* из арктической широтной группы переведены в арктобореальную и арктобореально-монтанную, *Plantago schrenkii*

ТАБЛИЦА 4

Широтные группы во флоре о-ва Долгий

Тип широтного ареала	По: «Флора северо-востока европейской части СССР» (1974—1977)			По: Н. А. Секретарева (2004)		
	широтная группа	число таксонов	%	широтная группа	число таксонов	%
Арктическая фракция	А (пА)	68		А	29	
	АА	51		пА	28	
				МА	10	
				АА	37	
Всего		119	63.3		104	55.3
Гипоарктическая фракция	ГА	33		ГА	19	
	ГА-М	10		ГА-М	28	
Всего		43	22.9		47	25
Бореальная фракция	Б	20		Б	7	
	АБ	2		АБ	22	
	Б-ГА	2		АБ-М	4	
	ПЛ	2		ПЛ	4	
Всего		26	13.8		37	19.7

ТАБЛИЦА 5

Долготные группы во флоре о-ва Долгий

Группа с типами долготных ареалов	По: «Флора северо-востока европейской части СССР» (1974—1977)			По: Н. А. Секретарева (2004)		
	долготные группы	число таксонов	%	долготные группы	число таксонов	%
Циркум (и почти циркум) ареала	Ц	116		Ц	91	
	ЕАз-Ам	4		пЦ	23	
Всего		120	63.8		114	60.6
Амфиокеанические	Амф	9		АО	1	
	Евр-Ам	1		вАм-Евр	6	
				вАм-Евр-зС	4	
Всего		10	5.3		11	5.9
Азиатско-американские	Аз-Ам	7		еС-Ам	2	
	С-Ам	2		С-Ам	3	
Всего		9	4.8		5	2.7
Преимущественно американские				Ам-Евр	1	
				Ч-Ам-Евр	1	
Всего					2	1.1
Евразийские	ЕАз	25		ЕАз	7	
	Евр-С	3		ЕАз-зАм	9	
				Евр-С	9	
				вЕАз	1	
				вЕАз-зАм	1	
				вЕвр-С	3	
				вАм-ЕАз	2	
Всего		28	14.9		32	17.0
Европейские	Евр	8		Евр	5	
	Евр-зС	2		пЕвр	2	
				Евр-зС	5	
				вЕвр	1	
				вЕвр-зС	1	
Всего		10	5.3		14	7.5
Азиатские	Аз	2		С	5	
	С	9		С-зАм	2	
				еС	2	
				еС-зАм	1	
Всего		11	5.9		10	5.3

ТАБЛИЦА 6

Распределение видов разных широтных групп по активности

Широтная фракция	Высокоактивные	Среднеактивные	Малоактивные	Неактивные
Арктическая	4	24	39	37
Гипоарктическая	1	10	13	23
Бореальная		4	13	20
Всего видов	5	38	65	80

Примечание. Здесь и в табл. 7 широтные элементы — по: Н. А. Секретарева (2004).

и *Hippuris tetraphylla* — в гипоарктическую, 13 арктических и арктоальпийских видов (*Carex fuscidula, C. quasivaginata, Juncus arcticus, Tofieldia pusilla, Stellaria peduncularis, Arctous alpina* и др.) — в гипоаркто-монтанную (табл. 1). В предыдущем случае «арктичность» флоры на фоне ее систематического состава и общего довольно «южного» характера растительности выглядит несколько завышенной.

Существенных различий между представлениями о типах долготных ареалов видов по 2 названным источникам во флоре о-ва Долгий не выявлено. Большинство видов имеют циркум (почти циркум) ареалы (табл. 5). Доля видов с европейскими и азиатскими ареалами одинаково низкая (меньше 10 %). Согласно первому из них, все виды с европейскими и амфиатлантическими ареалами, найденные на о-ве Долгий, распространены на восток вплоть до Урала, а некоторые заходят и на север Западной Сибири — *Silene acaulis* (в типичные тундры), *Luzula frigida* (в лесотундру), *Arabis alpina* (после обширной дизъюнкции появляется на северо-западе плато Путорана), *Salix lapponum* и др. В свою очередь, ареалы части азиатских и сибирских видов ограничены на западе дельтой р. Печоры (*Minuartia stricta, Poa supina*), а некоторые виды (*Arctanthemum hultenii, Artemisia tilesii, Carex redowskiana, Ledum decumbens, Salix reptans, S. nummularia* и др.) встречаются в Малоземельской и даже Канинской тундрах, хотя большинство (*Artemisia borealis, Carex fuscidula, Caltha arctica, Cassiope tetragona, Pedicularis amoena, Tephroseris atropurpurea* и др.) ограничены в распространении восточной частью Большеземельской тундры. В сводке Н. А. Секретаревой (2004) такие виды отнесены в долготные группы, более четко отражающие их распространение. Например, европейские и амфиатлантические *Luzula frigida, Arabis alpina* и *Betula nana* названы европейско-западносибирскими, азиатско-американские *Ledum decumbens* и *Artemisia tilesii* — сибирско-американскими, заходящими на северо-восток европейской части, сибирские *Carex redowskiana, Artemisia borealis, Salix reptans, S. nummularia* — восточно-евразийскими, евразийскими и сибирскими, заходящими на северо-восток европейской части, азиатский *Arctanthemum hultenii* и сибирский *Minuartia stricta* — почти циркумполярными и т. д. (табл. 1).

Активность видов. При оценке активности градация «особоактивный» не использована, поскольку ни один вид не соответствует ее определению. Распределение по остальным 4 можно считать нормальным, с равномерным увеличением числа таксонов от высокоактивных (5) до неактивных (80). Как наиболее многочисленная группа, виды арктической фракции[1] преобладают во всех градациях активности (табл. 6). Из 5 высокоактивных видов 4 — с преимущественно арктическим ареалом (*Carex rariflora, Dryas octopetala, Salix arctica* и *S. reptans*) и 1 — гипоарк-

---

[1] Здесь и далее, а также в табл. 6 и 7 широтные элементы приняты по Н. А. Секретаревой (2004).

ТАБЛИЦА 7

Распределение видов разных широтных групп по типам растительных сообществ и экотопов

Основные типы растительных сообществ и экотопов	Число видов	Широтная фракция (%)		
		арктическая	гипо-арктическая	бореальная
Группировки растительности на галечнике	32	78.1	9.4	12.5
Тундры песчанково-подорожниковые, смолевково-ивовые, дриадовые на высоких выступающих частях рельефа, мало- или бесснежных зимой	67	74.6	19.4	6.0
Группировки растительности на скальных выходах	11	72.7	18.2	9.1
Группировки растительности на торфянистых и песчаных берегах	41	70.7	22.0	7.3
Бугристо-западинные и плоскобугристые комплексы	95	62.1	24.2	13.7
Тундры ивово-моховые и осоково-моховые в плакорных условиях	77	57.1	24.7	18.2
Приморские марши	32	56.2	25.0	18.8
Низинные и комплексные болота	45	48.9	31.1	20.0
Склоновые луга и луговины	51	47.0	27.5	25.5
Антропогенно измененные группировки	15	46.7	40.0	13.3
Приозерные заросли	21	33.3	14.3	52.4

то-монтанный (*Empetrum hermaphroditum*). Виды гипоарктической фракции одинаково представлены в группах средне- и малоактивных видов (10 и 13), больше их среди неактивных (23). Виды бореальной фракции малоактивны (13) или неактивны (20), за исключением арктобореальных *Saxifraga hirculus* и *Petasites frigidus*, арктобореально-монтанного *Rhodiola rosea* и бореального *Carex aquatilis*, отнесенных к среднеактивным.

Анализ флоры по типам сообществ и экотопам. Наиболее богаты видами бугристо-западинные, плоскобугристые комплексы, что вполне объяснимо наличием в них большего числа экологических ниш для разных видов, а также зональные ивово-моховые и осоково-моховые тундры, расположенные в плакорных условиях на водоразделах (табл. 7). Доля арктических и арктоальпийских видов в них 57—62 %. Менее богатый и более арктический состав видов — в сообществах и группировках, приуроченных к выступающим и малоснежным зимой частям рельефа (грядовым возвышенностям, обрывистым краям первой приморской террасы) и морскому побережью. Это — песчанково-подорожниковые, смолевково-ивовые и различные дриадовые сообщества и группировки на галечнике, скальных выходах, торфянистых и песчаных берегах, где доля видов арктической фракции наиболее высока — 71—78 %, а бореальной самая низкая — 6—12.5 %. В болотах и приозерных зарослях в депрессиях рельефа с повышенной влажностью почв видов бореальной фракции (*Carex aquatilis, Comarum palustre, Chrysosplenium alternifolium,Corallorhiza trifida, Epilobium palustre, Eriophorum polystachion, Parnassia palustris, Petasites frigidus* и др.) она заметно больше — до 20—52.4 %. Достаточно много их (25.5 %) и в травянистых сообществах лугового типа (*Bistorta major, Parnassia palustris, Primula farinosa, Pyrola minor, Tephroseris integrifolia* и др.).

Заключение

Флора сосудистых растений о-ва Долгого, расположенного в подзоне типичных тундр, по своей типологии относится к умеренно арктической. Присутствие на острове двух контрастных типов элементов ландшафта — щебнистых гряд и сильно обводненных и заболоченных понижений, при отсутствии собственно зональных (плакорных) элементов ландшафта, несколько затрудняет оценку зонального положения территории. Значительные число и доля видов арктической фракции во флоре — эффект эдафический и орографический, а не макроклиматический, что необходимо принимать во внимание при сравнении с флорами ближайших материковых территорий, где таких экотопов нет. Больше всего видов с зональным арктическим распространением в сообществах, приуроченных к мало- или бесснежным зимой щебнистым и галечным грунтам на выступающих частях рельефа и морскому побережью, а с бореальным — в интразональных травянистых группировках лугового типа и в гигрофильных приозерных зарослях и болотах.

При сопоставлении результатов географического анализа по 2 сводкам (Флора.., 1974—1977; Секретарева, 2004), в которых имеются различия в отнесении таксонов к широтным элементам, выявилось, что при первом подходе доля арктической фракции заметно выше. Столь значительные (6—10 %) различия в результатах, которые зависят от разной трактовки широтного распространения вида, — серьезный повод обратить внимание на необходимость при сравнениях как вновь публикуемых, так и ранее опубликованных флористических материалов, гарантировать, что расчеты проведены при одинаковом понимании ареала вида. Это особенно важно для заключения о зональном статусе территории.

Конкретную флору изученного района, представленную выявленными на о-ве Долгий 186 видами, следует дополнить еще 4, не включенными в список и анализ. Это *Orthilia obtusata* (Turcz.) Hara, *Juncus castaneus* Smith. и *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & C.Mart., обнаруженные во время кратковременных выездов на о-в Большой Зеленец, и *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. — на о-в Голец.

Почти четвертая часть видов, найденных на островах, относится к редким для территории Ненецкого автономного округа. Согласно Постановлению Администрации НАО № 23 от 26.01.2005 г., 25 из них взяты под охрану и включены в «Красную книгу Ненецкого автономного округа» (2006), еще 16 — в Приложение к ней (виды, нуждающиеся в особом внимании к их состоянию в природной среде). Прежде всего это — арктические и арктоальпийские виды, приуроченные в пределах восточно-европейских тундр к определенным экотопам и/или отмеченные к настоящему времени лишь в нескольких точках: *Arenaria pseudofrigida, Braya purpurascens, Carex bicolor, C. maritima, C. misandra, Cassiope tetragona, Draba glacialis, D. kjellmanii, D. norvegica, D. pohlei, D. subcapitata, Gastrolychnis furcata, Papaver polare, Pedicularis amoena, P. dasyantha, Potentilla pulchella, Primula farinosa, Saxifraga aizoides* и *Tephroseris tundricola*. Редкими являются также виды гипоарктической фракции (*Artemisia borealis, Carex saxatilis* ssp. *laxa, Pinguicula alpina* и *Rhodiola rosea*) и бореальные *Corallorhiza trifida* и *Orthilia obtusata* (на о-ве Большой Зеленец). Состояние популяций некоторых из перечисленных видов (*Arenaria pseudofrigida, Carex misandra, Cassiope tetragona, Pedicularis amoena, Saxifraga aizoides, Tephroseris tundricola, Pinguicula alpina* и *Rhodiola rosea*) на о-ве Долгом является благополучным и не вызывает опасений сокращения их популяции.

Благодарности

Авторы глубоко признательны дирекции Государственного природного заповедника «Ненецкий» за организацию экспедиционных работ на островной территории заповедника, сотруднику Ботанического института им. В. Л. Комарова В. В. Петровскому за помощь в определении видов рода *Draba*, а также О. В. Ребристой за ценные замечания при прочтении рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агроклиматические условия выпаса оленей на севере Коми АССР и в Ненецком автономном округе Архангельской области. Сыктывкар, 1986. 283 с.

Арктическая флора СССР. М.; Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Атлас Архангельской области. Главное Управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. М., 1976. С. 23—27.

Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л., 1935. 142 с.

Городков Б. Н. Растительность Арктики и горных тундр СССР // Растительность СССР. Т. 1. М.; Л., 1938. С. 297—354.

Грибова С. А. Северные тундры // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 52—56.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств. СПб., 1999. 772 с.

Кулиев А. Н. Флора острова Вайгач // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 1874—1885.

Красная книга Ненецкого автономного округа. Нарьян-Мар, 2006. 450 с.

Остров Вайгач (Хэбидя Я — священный остров ненецкого народа). Природное и культурное наследие. Указатели, пояснительный текст к карте, справочные сведения. М., 1999. 62 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Сафронова И. Н. Флора острова Колгуева // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1538—1547.

Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М., 2004. 129 с.

Флора Восточной Европы. М.; СПб., 2004. Т. 11.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1974—1977. Т. 1—4.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 166—200.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята: Проблема истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики: Учебное пособие по спецкурсу. Пермь, 1991. 90 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область / Под ред. Б. А. Юрцева. Л., 1978. С. 9—104.

SUMMARY

186 vascular plant species of 41 families and 88 genera are recorded on Dolgiy Island, with area of 93 km^2, located in the shelf zone of the south-eastern Barents Sea northward of 69° N, in a typical tundra subzone. Ten leading families include 70 % of the total species number. *Poaceae, Cyperaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae* and *Asteraceae* families and *Carex, Salix, Draba* and *Saxifraga* genera are the richest in species. The arctic and arctic-alpine species predominate (55.3 %) in the flora in general as well as in the group of the most active species. The arctic species *Carex rariflora, Salix arctica* and *S. reptans*, arctic-alpine *Dryas octopetala* and hypoarctic *Empetrum hermaphroditum* are highly active in the plant cover. Relatively few (37, or 19.7 %) boreal species, referred to as non- and low-active, are rare and not abundant. According to its systematic and geographic composition, the flora of Dolgiy Island can be considered as temperate arctic. Information on the species distribution within a landscape and most common community types is provided. About a quarter of the species are rare in the Nenets Autonomous Area, and protected owing to the location of Dolgiy Island within the «Nenetskyi» State Nature Reserve.

УДК 581.9 (470.318) Бот журн., 2009 г., т. 94, № 8

© А. В. Крылов,[1] Н. М. Решетникова[2]

АДВЕНТИВНЫЙ КОМПОНЕНТ ФЛОРЫ КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ: НАТУРАЛИЗАЦИЯ ВИДОВ

A. V. KRYLOV, N. M. RESHETNIKOVA. ADVENTIVE COMPONENT OF THE FLORA OF THE KALUGA REGION: NATURALIZATION OF SPECIES

[1] Калужский государственный педагогический университет им. К. Э. Циолковского
248023 Калуга, ул. Ст. Разина, 26
Факс (4842) 56-58-92
E-mail: krylovlex@rambler.ru
[2]Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276 Москва, Ботаническая улица, д. 4
Тел. (495) 9778033
E-mail: nmreshet@rambler.ru
Поступила 25.05.2008
Окончательный вариант получен 26.08.2008

Проанализирована степень натурализации адвентивных видов флоры Калужской обл. в настоящий момент времени. Характер распространения заносных растений описан с использованием 10 градаций (ступеней) степени натурализации: от видов, не способных к возобновлению, до видов, расселяющихся по естественным местообитаниям и в какой-то степени способных изменять (трансформировать) растительные сообщества. Приведена характеристика каждой градации и указаны виды, играющие соответствующую роль в растительном покрове территории. Подробно рассмотрены растения, широко распространившиеся в настоящее время в Калужской обл. — инвазионные виды, их особенности по срокам жизни, путям заноса и дальности переноса. Выявлены местообитания, особо уязвимые к внедрению адвентивных растений на территории региона. Обсуждаются скорость расселения некоторых натурализовавшихся в области растений и их влияние на численность аборигенных видов в тех же местообитаниях.

Ключевые слова: адвентивные растения, адвентивный компонент флоры, натурализация, инвазионные виды, флора, Калужская обл.

В последнее время особую актуальность приобретают вопросы, связанные с изучением роли адвентивных видов в растительном покрове территории, — натурализация адвентивных видов, особенно инвазионных и потенциально инвазионных (Гельтман, 2003; Виноградова и др., 2006; Richardson et al., 2000; Pyšek et al., 2006). Настоящий период изучения инвазий следует охарактеризовать как переходный от регистрации фактов вселения чужеродных видов к анализу причин и последствий этого явления (Биологические.., 2004). На новой территории заносные растения способны оказывать различное воздействие на сложившиеся фитоценозы. В связи с этим встал вопрос о том, по каким признакам отличается характер поведения чужеродных видов, как оценивать и как сравнивать эти различия.

Отечественными исследователями (Проблемы.., 2003; Биологические.., 2004; Адвентивная.., 2006) классификация адвентивных видов осуществляется по трем критериям, предложенным Шрёдером (Schroeder, 1969): 1) по способу заноса; 2) по времени заноса; 3) по степени акклиматизации и натурализации. Степень натурализации служит мерой «внедренности» вида во флору в определенный момент времени. Со второй половины XIX—начала XX в. разработано несколько классификационных систем заносных растений, прямо или косвенно затрагивающих степень натурализации. В настоящее время под натурализацией понимают: 1) способность растений приживаться и давать потомство в новых для них природных биоценозах; 2) [закончившийся] процесс внедрения адвентивного вида в природную флору (Проблемы.., 2003).

Во многих российских флористических работах (Проблемы.., 2003; Адвентивная.., 2006) принято деление заносных растений по степени натурализации на эфемерофиты, колонофиты, эпекофиты и агриофиты. Однако для специальных исследований по экологии и биологии адвентивных видов данной классификации не достаточно. Так, в работе М. С. Игнатова с соавт. (1990) выделены эфемерофиты, колонофиты в традиционном понимании и гемиэпекофиты — виды, расселяющиеся из мест, куда они были занесены или где одичали, но более или менее ограниченно, не занимая всех подходящих для них местообитаний; голоэпекофиты — виды, широко расселившиеся, освоившие все местообитания, в которых они могут расти, или явно имеющие тенденцию к такому освоению. А. Я. Григорьевская с соавт. (2004) «для более детального отражения многогранного процесса натурализации» вводит промежуточные комбинации этих характеристик: эфемерофит-эпекофит, эфемерофит-агриофит, колонофит-эпекофит, колонофит-агриофит (табл. 1).

На несовершенство и противоречия общепринятой классификации обращает внимание Н. Р. Маркелова (2004). Она предлагает 3 взаимодополняющих параметра, которые можно комбинировать в разных сочетаниях: 1) степень устойчивости вида, которая определяется способностью к успешному семенному и вегетативному возобновлению и прочими биологическими особенностями, например высокой зимостойкостью; 2) широта распространения вида в регионе, которая зависит от частоты заноса семенного материала, скорости натурализации и самостоятельного распространения; 3) эколого-фитоценотические особенности вида (способность или неспособность внедряться в естественные или полуестественные фитоценозы; частота встречаемости на нарушенных и ненарушенных местообитаниях).

Этапы натурализации ряд авторов (Биологические.., 2004) подразделяют (от первого появления адвентивного вида дикорастущих на новой для себя территории до внедрения его в естественную растительность наравне с аборигенными видами) на следующие подпроцессы или состояния: 1) возникновение способности к возобновлению в новых экологических условиях — неполная натурализация, или акклиматизация; 2) проявление способности к расселению, экспансии; 3) внедрение в естественную растительность — полная натурализация.

Можно выделить больше стадий натурализации. Так, инвазия (натурализация) Д. Ричардсоном с соавт. (Richardson et al., 2000) и вслед за ними другими исследователями (Гельтман, 2003; Биологические.., 2004) рассматривается как процесс преодоления адвентивными видами различных барьеров. Адвентивные растения преодолевают барьер: 1) географический (чужеродные растения); 2) биотических и абиотических факторов нового биотопа (случайные чужеродные растения); 3) размножения (натурализовавшиеся растения); 4) связанный с распространением диаспор и внедрением в местные сообщества (инвазивные растения); 5) связанный с внедрением в естественные сообщества (трансформеры).

Таким образом, при оценке степени натурализации адвентивных видов важно отразить следующие особенности:

1) способность или неспособность вида удерживаться, сохраняться в течение определенного промежутка времени (сезон, несколько лет для дву-, многолетников или несколько десятков лет для древесно-кустарниковых растений) в новых условиях;

2) существует или не существует барьер, препятствующий размножению на новой территории (возобновляется вид генеративно или вегетативно);

3) способен ли вид формировать устойчивые популяции (агрегации) или существование его на новой территории зависит от постоянно повторяющегося заноса диаспор;

4) местообитания, освоенные видом: растения встречаются лишь в искусственных, нарушенных экосистемах, способны внедряться (или сохраняться) в полуестественных фитоценозах или способны расти в местных естественных сообществах;

ТАБЛИЦА 1

Соотношение понятий, отражающих степень натурализации растений

Градации	Биологические.., 2004	Григорьевская и др., 2004	Проблемы.., 2003	Richardson et al., 2000			
N^0 Не перезимовывают	Диафиты	Эфемерофиты-эпекофиты, эфемерофиты-агриофиты	Эфемерофиты				Чужеродные растения
N^1 Перезимовывают, но не дают потомство и вскоре выпадают							
N^2 Не дают потомство, но длительно удерживаются							
N^3 Перезимовывают, дают потомство, но не закрепляются и не расселяются		То же	То же			Случайные чужеродные виды	
N^4 Длительно удерживаются, но потомство дают лишь в благоприятные годы							
N^5 Натурализуются локально по «открытым» местообитаниям		Колонофиты-эпекофиты	Колонофиты			Натурализовавшиеся растения	
N^6 Натурализуются локально по сомкнутым местообитаниям		Колонофиты-агриофиты					
N^7 Расселяются и натурализуются по нарушенным местообитаниям	Аколютофиты	Эпекофиты			Инвазионные растения		
N^8 Расселяются и натурализуются по естественным и полуестественным местообитаниям		Агриофиты					
N^9 Изменяют характер, условия и физиономичность сообществ	Турбаторы			Трансформеры			

Примечание. **Диафиты** – заносные виды, не способные к самовозобновлению на данной территории. **Чужеродные растения** – таксоны, присутствие которых на данной территории связано с намеренной или случайной интродукцией в результате деятельности человека. **Случайные чужеродные виды** – растения, которые могут существовать и даже изредка давать диаспоры на данной территории, но не могут формировать самоподдерживающиеся популяции, и поэтому их существование зависит от постоянного повторяющегося заноса. **Натурализовавшиеся растения** – растения, которые могут постоянно размножаться и формировать устойчивые популяции в течение многих жизненных циклов без прямого воздействия человека; они часто легко дают потомство, но не обязательно внедряются в естественные, полуестественные или искусственные экосистемы. **Аколютофиты** – адвентивные виды, распространяющиеся самостоятельно, используя нарушенные и антропогенные местообитания. **Инвазионные растения** – растения, которые часто образуют потомство в очень большом количестве и распространяются на значительные расстояния от родительских растений и, таким образом, обладают потенциальной способностью распространяться на значительной территории. **Турбаторы** – адвентивные сорные растения, образующие плотную растительную группировку в районах интродукции и блокирующие сукцессионный процесс на участках с нарушенным естественным растительным сообществом, в частности способные к образованию сомкнутого покрова на поверхности водоемов. **Эфемерофит-эпекофит** – вид, периодически появляющийся на вторичных местообитаниях в результате периодически проходящего заноса диаспор или растянутого срока прорастания семян одного заноса; **эфемерофит-агриофит** – вид, периодически заносимый в естественные местообитания, но не удерживающийся там в течение длительного времени; **колонофит-эпекофит** – вид, более или менее прочно закрепляющийся на вторичных местообитаниях, но не расселяющийся далее; **колонофит-агриофит** – вид, длительное время произрастающий в естественных местообитаниях, не расселяясь в другие места.

ТАБЛИЦА 2

Критерии градации степени натурализации адвентивных видов растений

Градации	Способность перезимовывать	Способность удерживаться	Способность возобновляться	Способность формировать относительно устойчивые группировки	Способность самостоятельно распространяться от родительских растений	Характер осваиваемых местообитаний	Способность изменять характер, условия, аспект или природу экосистем
N^0	—	—	—	—	—		—
N^1	+	—	—	—	—		—
N^2	+	+	—	—	—		—
N^3	+	—	+	—	—		—
N^4	+	+	+	—	—		—
N^5	+	+	+	+	—	Нарушенные	—
N^6	+	+	+	+	—	Не нарушенные	—
N^7	+	+	+	+	+	Нарушенные	—
N^8	+	+	+	+	+	Полуестественные, естественные	—
N^9	+	+	+	+	+	То же	+

5) интегрирующая характеристика — насколько широко в результате распространился вид на изучаемой территории;

6) способность или неспособность внедрившегося вида менять физиономичность, условия, характер сложившегося сообщества.

При этом, на наш взгляд, при оценке степени натурализации для каждого вида было бы целесообразно оценить все перечисленные параметры (табл. 2). Их трудно отразить в понятиях эфемерофит, колонофит, эпекофит и агриофит.

Материал и методика

Для выявления степени натурализации каждого вида использованы материалы гербариев (MW, MWG, MHA, MOSP, KLH, Калужского областного краеведческого музея (КОКМ)), анализ литературных и архивных источников по флоре области, собственные флористические описания территории Калужской обл. Сделаны экспедиционные выезды в перспективные для изучения пункты и районы, которые были выявлены на основе картографических материалов и литературных данных о территориях, где ранее отмечалось большое количество адвентивных видов (Крылов и др., 2006). Повышенное внимание уделено участкам с высокой антропогенной нагрузкой: железнодорожным путям и станциям, городам, крупным автомагистралям. Для получения достаточно полной картины распределения каждого вида исследованы также и естественные малонарушенные участки. На изученных территориях составлены списки адвентивных видов каждого ландшафтного выдела (маршрута, участка) с указанием конкретных местообитаний (экотопов) каждого вида и итогового обилия вида. Всего с 2003 по 2007 г. сделано 164 описания в 18 из 24 районов области. Составление отдельных списков растений каждого выдела позволило: во-первых, статистически оценить частоту встречаемости каждого вида и проследить его распределение по области; во-вторых, выявить местообитания, наиболее уязвимые для внедрения адвентивных растений; в-третьих, выявить инвазионные виды.

При анализе адвентивной флоры Калужской обл. мы использовали 10 градаций степени натурализации адвентивных видов, сгруппированных в 3 блока (табл. 2). Для их обозначения применяем символы (N^0—N^9), так как использование терминов осложняется существованием значительного числа уже предложенных, которые нередко исследователями трактуются по разному (табл. 1).

Приводим характерные особенности каждой градации и указываем виды, играющие соответствующую роль в растительном покрове Калужской обл. Этот материал может быть использован для дальнейшего мониторинга адвентивной флоры, так как степень натурализации вида меняется в обозримые промежутки времени; в разных областях виды могут внедряться в естественные местообитания или распространяться по территории иначе, с различной скоростью, и даже в сопредельных Смоленской и Московской областях степень натурализации некоторых видов, по нашим наблюдениям, уже сейчас существенно различается. Информации о распространении некоторых растений, отмеченных в начале и середине XX в. или найденных лишь недавно, не всегда достаточно для однозначного отнесения растений к определенной степени натурализации — такие виды обозначены знаком*.

Результаты и обсуждение

I. Виды, не преодолевшие барьер размножения (не натурализовавшиеся растения), не возобновляющиеся генеративно или вегетативно (N^0—N^2)

Степень натурализации N^0 — 23 % (103 вида): непреднамеренно занесенные или возделываемые растения, встречающиеся вне мест культивирования, сохраняющиеся только в течение одного вегетационного сезона, не способные к возобновлению. Заносные растения, преодолевшие географический барьер, но не преодолевшие барьер абиотических (климатических) факторов. Гибнут при первых заморозках, не образуют зимующих диаспор. Среди таких видов можно выделить две группы, так как при крайне низкой устойчивости и невозможности семенного и вегетативного возобновления, за счет регулярного и массового заноса диаспор некоторые виды регистрируются постоянно и могут быть широко распространены на анализируемой территории:

а) встречены лишь однажды или заносятся очень редко: *Anisantha sterilis* (L.) Nevski, *Avena strigosa* Schreber, *Digitaria aegyptiaca* (Retz.) Willd, *Hordeum murinum* L., *H. vulgare* L., *Phalaris canariensis* L., *Setaria italica* (L.) Beauv. s.l., *Sorghum saccharatum* (L.) Moench, *Triticum durum* Desf., **Allium fistulosum* L., *Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertner, *Atriplex patens* (Litv.) Iljin, *A. rosea* L., *A. sibirica* L., *Chenopodium aristatum* L., *C. ficifolium* Smith, *C. schraderianum* Schult., *Corispermum orientale* Lam., *Polycnemum majus* A. Br., *Suaeda acuminata* (C. A. Mey.) Moq., *Amaranthus powellii* Wats., **Portulaca oleracea* L., *Agrostemma githago* L., *Dianthus chinensis* L., *Glaucium corniculatum* (L.) J. Rudolph, *Brassica oleracea* L., *B. rapa* L., *Camelina sativa* (L.) Crantz, *Chorispora tenella* (Pallas) DC., *Conringia orientalis* (L.) Dumort., *Crambe tataria* Sebeok, *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC., *Eruca sativa* Miller, *Erucastrum armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet, *Erysimum pannonicum* Crantz, *E. repandum* L., *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss., *Iberis amara* L., *Lepidium sativum* L., *Neslia paniculata* (L.) Desv., *Raphanus sativus* L., *Rapistrum rugosum* (L.) All., *Sisymbrium orientale* L., *Glycine max* (L.) Merr., *Glycyrrhiza glabra* L., *Lathyrus odoratus* L., *Lens culinaris* Medik, *Lupinus albus* L., *L. angustifolius* L., *L. luteus* L., *Phaseolus coccineus* L., *Trifolium incarnatum* L., *Trigonella caerulea* (L.) Ser., *Vicia faba* L., *Abutilon theophrastii* Medikus, *Malva verticillata* L., *Viola kitaibeliana* Schultes, *Ammi majus* L., *Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm., *Coriandrum sativum* L., *Seseli peucedanoides* (Bieb.) K.-Pol., *Anagallis arvensis* L., *Ipomoea purpurea* (L.) Roth, *Phacelia tanacetifolia* Benth., *Anchusa officinalis* L., *Sideritis montana* L., *Datura stramonium* L., *Nicandra physaloides* (L.) Gaertn., *Dodartia orientalis* L., *Verbascum phoeniceum* L., *Asperula arvensis* L., *Galium humifusum* Bieb., *G. tricornutum* Dandy, *Sherardia arvensis* L., *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum.

et Nakai., *Melo sativus* Sager. ex M. Roem., *Ambrosia trifida* L., *Artemisia annua* L., *Callistephus chinensis* (L.) Nees, **Centaurea solstitialis* L., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal., *Senecio sylvaticus* L., *S. vernalis* Waldst. et Kit., *Xanthium spinosum* L.

b) заносятся регулярно: *Avena sativa* L., *Hordeum distichon* L., *Zea mays* L., *Allium cepa* L., *Fagopyrum esculentum* Moench, *Beta vulgaris* L., *Amaranthus blitum* L., *A. cruentus* L., *Phaseolus vulgaris* L., *Pisum sativum* L., *Linum usitatissimum* L., *Physalis philadelphica* Lam., *Solanum lycopersicum* L., *S. tuberosum* L., *Cucumis sativus* L., *Cucurbita pepo* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen, *Helianthus annuus* L.

N^1 — 9 % (41 вид) — преодолевают лишь барьер абиотических факторов, двулетники или многолетники перезимовывают, но не размножаются ни вегетативно, ни генеративно и через несколько лет исчезают:

а) встречены лишь однажды или заносятся очень редко: *Triglochin maritinum* L., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Ceratochloa carinata* (Hook et Arn.) Tutin, *Holcus lanatus* L., *Hordeum jubatum* L., *Puccinellia gigantea* (Grossh.) Grossh., *Colchicum autumnale* L., **Rumex stenophyllus* Ledeb., *R. triangulivalvis* (Danser) Rech. fil., *Chenopodium bonus-henricus* L., *Oxybaphus nictagineus* (Michx.) Sweet, *Arenaria longifolia* Bieb., *Gypsophila altissima* L., *G. perfoliata* L., *Silene amoena* L., *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth, *Galega officinalis* L., *Lathyrus pallescens* (Bieb.) C. Koch, *Althaea officinalis* L., *Malva alcea* L., *Astrantia major* L., *Levisticum officinale* Koch, *Lysimachia punctata* L., *Dracocephalum nutans* L., *Hyssopus officinalis* L., *Mentha* × *carinthiaca* Host., *M. spicata* L., *Campanula medium* L., *Plantago altissima* L., *Acroptilon repens* (L.) DC., *Artemisia argyi* Levl. et Vaniot., *A. tanacetifolia* L., *A. taurica* Willd., *Carduus hamulosus* Ehrh.

b) заносятся регулярно: *Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmelin, *Tulipa* × *hybrida* hort., *Polygonum divaricatum* L., *Sisymbrium wolgense* Bieb. ex Fourn., *Potentilla bifurca* L., *Petroselinum crispum* (Mill.) A. W. Hill, *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed.

N^2 — 16 % (73 вида) — преднамеренно или непреднамеренно занесенные растения, способные длительное время (десятилетиями) удерживаться в местах заноса или прежней культуры без ухода со стороны человека, но не размножающиеся вегетативно или генеративно. Мы выделяем их в отдельную группу, так как в ходе преднамеренной интродукции генофонд чужеродных видов значительно преобразуется (Виноградова, 2006), многие ежегодно дают многочисленные семена и плоды и в результате генетических изменений или изменений окружающей среды могут приобрести способность к размножению (см. далее). Такие виды сохраняются, например, на месте старинных парков усадеб и регулярно в течение многих лет (столетий) наблюдаются исследователями — и таким образом попадают во флористические списки:

Abies concolor (Gord. et Glend.) Lindl. ex Hildebr., *Larix decidua* Mill., *Picea glauca* (Moench.) Voss., *P. obovata* Ledeb., *P. pungens* Engelem., *Pinus uncinata*, *P. sibirica* Du Tour, *P. strobus* L., *Juniperus sabina* L., *Thuja occidentalis* L., **Poa chaixii* Vill., *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott, *Populus* × *berolinensis* Dippel, *P.* × *canadensis* Moench., *P. deltoides* Marsh., *P. laurifolia* Ledeb., *P. simonii* Carr., *Salix* × *pendulina* Wender, *Juglans cinerea* L., *Ju. regia* L., *Quercus petraea* L. ex Liebl., *Morus alba* L., *Rheum* × *rhabarbarum* L., *Aconitum* × *cammarum* L., *Berberis thunbergii* DC., *B. vulgaris* L., *Philadelphus coronarius* L., *Ph. latifolius* Schrad. ex DC., *Armeniaca vulgaris* Lam., *Cerasus avium* (L.) Moench, *C. fruticosa* Pall., *Cerasus pumila* L., *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. ex Spach., *Cotoneaster lucidum* Schlecht., *Crataegus ambigua* C. A. Mey., *C. sanguinea* Pall., *C. submollis* Sarg., *Dasiphora fruticosa* (L.) Maxim., *Malus prunifolia* (Willd.) Borkh., *Padus maackii* (Rupr.) Kom., *P. serotina* (Ehrh.) Borkh., *Prunus cerasifera* Ehrh., *Pyrus ussuriensis* Maxim., *Rosa pendulina* L., *R. pimpinellifolia* L., *R. rubiginosa* L., *R. villosa* L., *Sorbus hybrida* L., *S. intermedia* (Ehrh.) Pers., *Spiraea douglasii* Hook., *S. japonica* L. fil., *S. media* Franz Schmidt, *S.* × *pseudosalicifolia* Silverside, *Caragana frutex* (L.) C. Koch, *Catalpa bignonioides* Walt., *Pueraria hirsuta* (Thunb.) Schn., *Phellodendron amurense* Rupr., *Cotinus coggygria* Scop., *Acer saccharinum* L., *Vitis labrusca* L., *Tilia* × *europaea* L., *Alcea rosea* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Ligustrum vulgare* L., *Syringa josikaea* Jacq. f. ex Reichb., *S. villosa* Vahl., *S. vulgaris* L., *Phlox paniculata* L., *Lonicera caerulea* L., *L. caprifolium* L., *Viburnum lantana* L., *V. lentago* L., *Artemisia dracunculus* L.

II. Виды, преодолевшие барьер размножения (возобновления), но не преодолевшие барьер, связанный с распространением диаспор (или не накопившие семенной банк) (N^3—N^6)

N^3 — 11 % (51 вид) — преднамеренно (дичающие) или непреднамеренно занесенные растения, удерживающиеся в местах заноса (без ухода со стороны человека) лишь в течение нескольких лет, способны к немногочисленному, нерегулярному возобновлению, быстро выпадающие. Принципиальным отличием от N^0 является способность к возобновлению, но растения с данной степенью натурализаций не могут формировать самоподдерживающиеся популяции (агрегации). По аналогии с зоологической терминологией, это особи размножающиеся, но не имеющие репродуктивного успеха. Большинство — это малолетние виды с колебаниями численности в благоприятные годы.

а) встречены лишь однажды или заносятся очень редко: **Allium*, **Gagea spathacea* (Hayne) Salisb., *Celosia cristata* L., *Gypsophila elegans* Bieb., *Vaccaria hispanica* (Miller) Rauschert, **Hesperis sibirica* L.

b) заносятся регулярно: *Avena fatua* L., *Bromus commutatus* Schrader, *B. japonicus* Thunb., *B. squarrosus* L., *Lolium multiflorum* Lam., *Panicum miliaceum* L., *Secale cereale* L., *Setaria pycnocoma* (Steud.) Henr. ex Nakai, *Triticum aestivum* L., *Cannabis sativa* L., *Atriplex oblongifolia* Waldst. et Kit., *A. prostrata* Bouch. ex DC., **Chenopodium urbicum* L., *Corispermum declinatum* Stephan ex Iljin, *Salsola tragus* L., *Amarantus blitoides* S. Wats., *Dianthus barbatus* L., *Elisanthe viscosa* (L.) Rupr., *Silene dichotoma* Ehrh., *Papaver rhoeas* L., *P. somniferum* L., *Brassica juncea* (L.) Czern., *B. napus* L., *Camelina microcarpa* Andrz., *Erysimum canescens* Roth, *Hesperis pycnotricha* Borb. & Degen, *Isatis tinctoria* L., *Sinapis alba* L., *Potentilla supina* L., *Medicago × varia* T. Martin, *Vicia sativa* L., *Euphorbia peplus* L., *Malva mauritiana* L., *Oenothera villosa* Thunb., *Anethum graveolens* L., *Cuscuta campestris* Yunker, *Borago officinalis* L., *Dipsacus fullonum* L., *Bryonia alba* L., *Calendula officinalis* L., *Cosmos bipinnatus* Cav., *Lactuca sativa* L., *Rudbeckia hirta* L., *Tanacetum parthenium* (L.) Sch. Bip., *Tragopogon dubius* Scop.

N^4 — 12 % (56 видов) — преднамеренно или непреднамеренно занесенные растения, которые длительное время (десятилетиями) удерживаются в местах заноса (без ухода со стороны человека) и в силу колебаний климатических показателей, в благоприятные годы полностью проходят цикл своего развития, т. е. способны к немногочисленному и нерегулярному возобновлению. Не могут формировать самоподдерживающиеся популяции.

Многолетники и древесно-кустарниковые растения: *Abies balsamea* (L.) Mill., *A. sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus banksiana* Lamb., *Allium sativum* L., *A. schoenoprasum* L., *Lilium* sp., *Scilla sibirica* Haw., *Narcissus pseudonarcissus* L., *N. poëticus* L., *Iris aphylla* L., *Populus × sibirica* G. Krylov ex A. Skvortsov, *P. suaveolens* Fischer, *P. trichocarpa* Torr. et A. Gray ex Hook, *P. tristis* Fisch. (*P. longifolia* Fisch.), *Salix purpurea* L., *Juglans mandshurica* Maxim., *Ulmus pumila* L., *Polygonum weyrichii* F. W. Schmidt, **Lychnis chalcedonica* L., *Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. et Scherb., *Ribes alpinum* L., *R. aureum* Pursh, *R. rubrum* L., *Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall, *C. vulgaris* Mill., *Fragaria × ananassa* (Weston) Duch. ex Rozier, *Malus baccata* (L.) Borkh., *M. domestica* Borkh., *Padus virginiana* (L.) Mill., *Prunus domestica* L., *Rosa rugosa* Thunb., *R. × viarum* A. Skvortsov, *Rubus odoratus* L., *Spiraea alba* Du Roi, *S. chamaedrifolia* L., *S. salicifolia* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Acer ginnala* Maxim, *A. tataricum* L., *Aesculus hippocastanum* L., *Tilia platyphyllos* Scop., *Chaerophyllum hirsutum* L., *Myrrhis odorata* (L.) Scop., *Calystegia inflata* Sweet, *Brunnera sibirica* Steven, *Symphytum × mosquense* S. Majorov et D. D. Sokoloff, *Physalis alkekengi* L., *Lonicera tatarica* L., *Sambucus ebulus* L., *S. nigra* L., *Artemisia austriaca* Jacq., *Aster lanceolatus* Willd., *A. novae-angliae* L., *Centaurea montana* L.

N^5 — 8 % (37 видов) — адвентивные растения, прочно закрепившиеся в месте заноса или одичания на нарушенных местообитаниях, иногда образующие заросли, но не распространяющиеся за пределы данных участков. Существуют при регулярных нарушениях среды, при изменении характера местообитания выпадают. Отличаются от предыдущих групп тем, что способны к успешному размножению (преимущественно вегетативному, часто образуют сомкнутые заросли).

К этой степени натурализации мы относим и виды, распространенные по железнодорожным насыпям, так называемые «железнодорожные растения»: *Typha laxmannii* Lepechin, *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, *Eragrostis minor* Host, *Phragmites altissimus* (Benth.) Nabille, *Puccinellia hauptiana* Krecz., *Zizania aquatica* L., *Carex supuna* Wahlenb., *Populus suaveolens* × *P.?*, *Reynoutria* × *bohemica* Chrtek et Chrtkova, *R. sachalinensis* (Fr. Schmidt ex Maxim.) Nakai, *Atriplex tatarica* L., *Chenopodium foliosum* Aschers., *Kochia scoparia* (L.) Schrader, *Gypsophila paniculata* L., *Spergularia salina* J. et C. Presl, *Alyssum calycinum* L., *Cardaria draba* (L.) Desv., *Diplotaxis muralis* (L.) DC., *Kibera gallica* (Willd.) V. I. Dorof., *Lepidium campestre* (L.) R. Br., *L. latifolium* L., *Syrenia montana* (Pall.) Klok., *Reseda lutea* L., *Rosa glauca* Pourr., *Trifolium fragiferum* L., **Oxalis stricta* L., *Aethusa cynapium* L., *Asclepias syriaca* L., *Symphytum caucasicum* Bieb., **Mentha* × *gentilis* L., *M.* × *piperita* L., *Cruciata laevipes* Opiz, *Galium rubioides* L., *Thladiantha dubia* Bunge, *Artemisia dubia* Wall., *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey., **Arctium paladinii* (Mars.) Grossh.

N^6 — 7 % (31 вид) — адвентивные растения, прочно закрепившиеся в местах заноса, успешно размножающиеся (преимущественно вегетативно) и образующие заросли, но пока не распространяющиеся за пределы данных участков. При изменении характера местообитания не выпадают, а продолжают расти при естественном восстановлении сообществ, например сохраняются на месте старинных парков усадеб и продолжают существовать после их разрушения и зарастания, производя иногда впечатление аборигенных видов.

Сюда мы относим и адвентивные виды, встреченные в естественных местообитаниях лишь в одной точке: **Eragrostis pilosa* (L.) Beauv., *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf, *Hemerocallis fulva* (L.) L., *Lilium martagon* L., *Populus alba* L., *Quercus rubra* L., *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt., *Menispermum dauricum* DC, **Aquilegia vulgaris* L., *Alyssum desertorum* Stapf, *Arabidopsis arenosa* (L.) Lawalree, **Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Crataegus horrida* Medik., *C. monogyna* Jacq., *Galega orientalis* Lam., *Onobrychis viciifolia* Scop., *Oenothera oakesiana* (A. Gray) Robbins ex S. Wats. et. Coult., **Oe. silesiaca* Renner, *Cornus alba* L., *C. sericea* L., *Vinca minor* L., *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Veronica austriaca* L., *Phyteuma spicatum* L., *Artemisia sieversiana* Willd., *Bellis perennis* L., *Helianthus tuberosus* L., *Inula helenium* L., *Petasites hybridus* (L.) Gaerth., Mey. et Scherb., *Rudbeckia laciniata* L., *Silphium perfoliatum* L.

Некоторые из перечисленных видов в сопредельной Смоленской обл. ведут себя более агрессивно. Возможно, что и в Калужской обл. степень их натурализации со временем изменится.

III. Инвазионные виды, преодолевшие барьер, связанный с распространением диаспор (N^7—N^9)

При характеристике инвазионных видов считаем необходимым отразить некоторые их особенности: 1) Способ заноса: преднамеренно занесенные на территорию Калужской обл. растения обозначены символом «С»; случайно, непреднамеренно — символом «А». 2) Биологический тип: одн. — однолетник, дв. — двулетник, мн. — многолетнее травянистое растение, древ. — древесно-кустарниковые растения. 3) Первичный ареал вида — на основе работы Ю. Е. Алексеева (2000) выделено 3 категории переноса: а) виды, занесенные из смежной или близкой природно-географической зоны — «смежная зона»; б) виды, которые расселились «трансзонально» через одну или две зоны, но в пределах одного континента, например с Дальнего Востока; в) виды, которые занесены из другого континента, «трансконтинентально» (указываем континент). 4) Первое указание в области и когда вид стал распространен широко, т. е. встречен более чем в 5 районах не из посадок. 5) Для видов, которые встречены в естественных условиях, кратко указаны местообитания.

N^7 — 3 % (15 видов) — адвентивные растения, в настоящее время активно расселяющиеся и натурализующиеся по нарушенным местообитаниям:

А. *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. — мн., смежная зона с юга, впервые отмечен Д. И. Литвиновым (1895) как сорное растение в нескольких местах на улицах г. Калуги, широко распространен с 1960-х годов.

А. *Amaranthus albus* L. — одн., Сев. Ам., в 1949 г. на ж.-д. насыпи (МНА), широко с 1990-х годов.

А. *A. retroflexus* L. — одн., Сев. Ам., впервые приведен П. П. Саницким (1884) «по огородам, на возделанной почве, по улицам около заборов и по сорным местам, часто». А. Ф. Флеров (1907) указывает лишь в двух уездах, но довольно обыкновенно. Широко с 1960-х годов.

А. *Lepidium densiflorum* Schrad. — одн., Сев. Ам., собран в 1968 г. на ж.-д. полотне (MW), широко с 1980-х годов.

С. *Medicago sativa* L. — мн., трансзонально с юга, впервые приведен Д. И. Литвиновым (1890) «на сорных местах в г. Калуге (гербарий П. П. Саницкого)». А. Ф. Флеров (1907) новых местонахождений не указывает, но сообщает, что «заносится с семенами, дико не встречается». Широко, по-видимому, с 1980-х годов (KLH), но, возможно, распространилась и раньше.

С. *Vicia villosa* Roth — одн., смежная зона или трансзональный с юга, собран в 1926 г. в посеве, сорное (КОКМ). Широко в 2000-х годах, возможно и ранее, однако в 1960-х годах не регистрировался.

А. *Oenothera rubricaulis* Klebahn — дв., Сев. Ам., собран в 1977 г. на обочине шоссе близ г. Обнинска (MW), широко в 2000-х годах.

С. *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl. — одн., трансзонально с востока, приведен П. П. Саницким (1884) «по огородам и улицам, около жилищ и изгородей, довольно часто». А. Ф. Флеров (1907) указывает для 4 уездов (в том числе и для Лихвинского — территория его относится сейчас к Тульской обл.) «по огородам, садам, паркам, улицам, около жилья, встречается не часто, медоносное растение». Широко с 1960-х годов (рукопись Н. Л. Дмитриева), но, возможно, и раньше.

А. *Veronica opaca* Fries — одн., возможно смежная зона с запада, собран в 1962 г. (MW), шире с 1980-х годов.

А. *V. persica* Poir. — одн., возможно трансзонально с юга, в 1965 г. (MW), шире в окр. г. Калуги в 2000-х годах.

А. *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb. — одн., Сев. Ам., В. Я. Цингер (1885) указывает только в Московской и Саратовской губерниях. Д. И. Литвиновым (1890) отмечен: «изобильно по сорным местам в г. Калуге и в окрестностях его», а позднее (Литвинов, 1895) это «обыкновеннейшая сорная трава на улицах в г. Калуге и по большим дорогам близ города. Вероятно, найдется и везде в губернии». А. Ф. Флеровым (1907) отмечен уже в 10 из 11 уездов. В настоящее время по всей территории, обыкновенно у дорог по обочинам, у жилья, иногда как сорное в полях и на их окраинах.

А. *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake — одн., Юж. Ам., собран в 1950 г. в г. Калуге, в овраге (КОКМ), широко с 1980-х годов.

А. *G. parviflora* Cav. — одн., Юж. Ам., собран в 1979 г. в г. Калуге на пустыре у зернокомбината (MW). Л. Ф. Волоснова (1986) сообщает, что этот вид встречается на газонах в г. Калуге вместе с *G. ciliata*. Когда распространился, нет данных, к настоящему времени отмечен в 3 районах, но, вероятно, просматривается. Встречается значительно реже предыдущего вида.

А. *Erigeron annuus* (L.) Pers.[1] — одн., Сев. Ам., в 1970 г. на южном сухом склоне над р. Рессой, (МНА) и с конца 1970-х годов, по-видимому, уже широко.

---

[1] Возможно, представляет собой экологическую форму *E. strigosus* Muhl. ex Willd.

А. *Senecio viscosus* L. — одн., смежная зона или трансзонально с запада, наблюдался в 1920-х годах на ж. д. В. Н. Козловым (1935), собран в 1968 г. у ж.-д. полотна (MW), широко, по-видимому, в 2000-х годах, но возможно и раньше.

N^8 — 6 % (27 видов) — адвентивные растения, расселяющиеся и натурализующиеся по нарушенным и естественным местообитаниям:

А. *Anisantha tectorum* (L.) Nevski — одн., смежная зона с юга, в 1903 г. берег р. Протвы, песчаные склоны (МНА), в естественных условиях собран и в 1925 г. по склону обнажения морены (коренной берег р. Жиздры; КОКМ), где растет и сейчас. Широко с 1980-х годов по ж.-д. насыпям, сбитым боровым пескам, открытым склонам.

АС. *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C.Presl — мн., смежная зона с юга, но, возможно, и с запада, указан П. П. Саницким в 1884 г., позднее Д. И. Литвинов (1895): «вероятно, не дикорастущее, а разве одичавшее. Хорошая кормовая трава, часто высеваемая в садах и на лугах семенами, получаемыми из заграницы». А. Ф. Флеров (1907) новых находок не указывает: «около жилья. Очевидно, случайно занесенное растение». В 1960-х годах Н. Л. Дмитриев (рукопись) приводит райграс без указания районов с комментарием: «встречается как заносное или одичавшее растение». Широко с 1980-х годов; в настоящее время на открытых склонах в долине р. Оки и в низовьях ее притоков производит впечатление аборигенного вида. Распространен по пойменным лугам, открытым склонам в долинах рек, по опушкам, ж.-д. насыпям.

А. *Festuca trachyphylla* (Heckel) Krajina — мн., смежная зона с запада, в 1927 г. на ж.-д. насыпи (КОКМ), широко с 1960-х годов по открытым склонам в долинах рек, сбитым боровым пескам, реже по обочинам дорог.

С. *Lolium perenne* L. — мн., трансзонально с юга, впервые указан П. П. Саницким в 1884 г., широко с 1960-х годов. Обочины дорог, у жилья, сбитые луга.

А. *Poa supina* Schrad. — одн., мн., возможно трансзонально с запада, в России распространен в Сибири, но описан из Австрии (Цвелёв, 1976). А. К. Скворцов собирал этот мятлик (МНА) в большом числе в долине Днепра в 1970-х годах, поэтому, даже если считать его сибирским видом, в нашу область проник с запада. В Калужской обл., по мнению С. Р. Майорова, в 1980-х годах еще не встречался. В 2002 г. собран по тенистой дороге на склоне у родника (МНА). В настоящее время распространен широко по обочинам лесных дорог, лесным полянам в сосняках — расселился за 10—20 лет.

С. *Acorus calamus* L. — мн., возможно трансзонально с востока или из смежной зоны с запада (из Польши через Смоленскую обл.). Распространялся постепенно: впервые указан П. П. Саницким (1884): «по берегам речек и прудов в воде, не часто». Д. И. Литвинов (1895) сообщает: «известен в губернии только близ г. Калуги, где растет в небольшом количестве в луговом болоте по р. Яченке у Лаврентьева монастыря, по-видимому у нас не цветет». В начале XX в. А. Ф. Флеров (1907) новых местонахождений не приводит. В настоящее время обычен по берегам водоемов, осоковым болотам, чаще в долинах рек — по Угре, местами на Оке, вне долин рек известен еще в 5 районах.

А. *Juncus tenuis* Willd. — мн., Сев. Ам., Н. А. Егорова и Н. Я. Таскаева (1972) отмечают по опушкам мелколиственного леса, окраинам низинных болот и лесным дорогам. Собран в 1973 г. по песчано-илистым сырым местам по обочинам дороги (МНА). С 1970-х годов уже широко распространен по проселочным и лесным дорогам, вырубкам, пустошам, нарушенным лугам, реже встречается на отмелях.

С. *Reynoutria japonica* Houtt. — мн., трансзонально с востока (Дальний Восток). Указан в «Ценнике садового хозяйства...»[2] (1912—1913). Впервые собран лишь в 1983 г. на правом берегу р. Оки на месте усадьбы (МНА), широко с 2000-х годов. Растет по обочинам дорог, оврагам.

---

[2] В Государственном архиве Калужской обл. хранится «Ценник садового хозяйства Жиздринского садового училища 1912—1913 гг.», где приведено 86 видов, разновидностей и форм древесно-кустарниковых интродуцентов и ряд декоративных многолетников, которые выращивались для продажи.

С. *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch — древ., Сев. Ам. Указан в «Ценнике садового хозяйства...» (1912—1913). Н. Л. Дмитриев (1919): «у нас оно во многих экземплярах растет в Городском бору под г. Калугой не близко от жилья и культурных участков», там же отмечался и в 1960-х годах, а с 1980-х годов широко регистрируется по сосновым лесам, чаще в сложных сосняках, на вырубках.

С. *Aronia mitchurinii* A. Skvorts. et Maytulina — древ., Сев. Ам., в 1973 г. массовые посадки, совхозный сад (МНА), в естественных сообществах только в 2003 г. в сосняке у болота. Заболоченные сосняки и сосняки на песках.

С. *Crataegus rhipidophylla* Gand. — древ., смежная зона с запада, А. Ф. Флеров (1907) цитирует указание *C. oxyacantha* L. для Калужской губернии во «Флоре...» П. Ф. Маевского (3-е изд.). В 1960-х годах Н. Л. Дмитриев (рукопись) приводит со ссылкой на указание М. Ф. Попроцкого (1864). Впервые зарегистрирован лишь в 1984 г. в березово-дубовом лесу на склоне холма (MW). В 2000-х годах широко распространен в естественных условиях в светлых березняках на склонах, по опушкам и оврагам — когда расселился, неясно.

С. *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim — древ., Сев. Ам. Указан в «Ценнике садового хозяйства...» (1912—1913), собран в 1965 г. в г. Калуге в сквере (КОКМ), широко в 2000-х годах. Растет на месте посадок, встречен и в естественных условиях в сложных сосняках в долинах рек.

С. *Caragana arborescens* Lam. — древ., трансзонально с востока. Приведен П. П. Саницким (1884) без номера: «разводится по садам и паркам». А. Ф. Флеров (1907) указывает для Перемышльского у.: «разводится и дичает». В 1960-х годах Н. Л. Дмитриев (рукопись) указывает со ссылкой на «Ф.1909» лишь для Калужского и Малоярославецкого уездов, в конце 1960—1970-х годов широко регистрируется в культуре, в 2000-х годах встречен в естественных сообществах — в сложных сосняках и в лесах по склонам речных долин.

А. *Lathyrus tuberosus* L. — мн., смежная зона с юга. В 1960-х годах Н. Л. Дмитриев (рукопись) указывает на лугу по берегу р. Огублянки. Впервые собран в 1979 г., широко в 2000-х годах на ж.-д. насыпях; в более или менее естественных условиях впервые отмечен в 1999 г. (Шовкун, Яницкая, 1999) по склону долины р. Вытебети, где наблюдался и нами.

А. *Impatiens parviflora* DC. — одн., трансзонально с юго-востока. Зарегистрирован лишь в 1994 г. в г. Калуге (KLH). Широко в 2000-х годах по лесам в речных долинах, по сложным соснякам, также по лесным дорогам и сорным местам.

С. *Parthenocissus inserta* (A. Kerner) Fritsch — древ., Сев. Ам. Указан в «Ценнике садового хозяйства...» (1912—1913), собран лишь в 1990 г. в Калужском городском бору (KLH), в настоящее время широко культивируется, в 2000-х годах отмечен по соснякам разного типа.

С. *Viola odorata* L. — мн., возможно смежная зона с юга, в 1884 г. «найдено на склоне под кустами, близ Лаврентьевской рощи» (Саницкий, 1884), в настоящее время растет в большом количестве по газонам, паркам и оврагам г. Калуги, в естественном местообитании впервые найден в 1971 г. в широколиственном лесу при основании крутого склона коренного берега р. Оки у д. Андреевская (МНА), растет там и сейчас.

А. *Epilobium adenocaulon* Hausskn. — мн., Сев. Ам., в 1973 г. вырубка в лесу (MW); неясно, когда распространился широко, в настоящее время часто встречается в естественных местообитаниях разного типа: обочины дорог, луга, залежи, выходы ключей, берега водоемов, вырубки, у жилья.

A. *E. pseudorubescens* A. Skvorts. — мн., Сев. Ам., в 1975 г. на лугу (MW); неясно когда распространился широко, растет так же, как и предыдущий вид, но в естественных местообитаниях встречается реже.

А. *Cuscuta epithymum* (L.) L. — одн., смежная зона с юга. В. Я. Цингер (1885) приводит лишь для Саратовской губернии: «по меловым горам и каменистым склонам...». Впервые собран в 1953 г. на траве в молодом саженом сосняке (МНА), широко с 1970-х годов; растет на открытых луговых склонах, несколько реже по лугам.

С. *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. — древ., Сев. Ам. Указан в «Ценнике садового хозяйства...» (1912—1913), впервые собран в 1965 г. в г. Калуге (КОКМ), широко культивируется, в 2000-х годах встречен в пойме р. Жиздры, но чаще растет у дорог.

С. *Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. — мн., смежная зона с запада; Н. А. Егорова и Н. Я. Таскаева (1972) приводят как редкое растение, встреченное только в липняке по склону к р. Исьме. Собран в 1975 г. в старом ельнике близ заброшенной помещичьей усадьбы (МНА). В 2000-х годах широко регистрировался по области в березняках, в березняках с лещиной, в сложных сосняках и по опушкам.

С. *Symphytum asperum* Lepech. — мн., трансзонально с юга, впервые указан П. П. Саницким в 1884 г. Д. И. Литвинов (1895) сообщает: «встречается одичалым в старых запущенных садах. В старину разводилось как украшающее растение. Недавно усиленно рекомендовалось в сельскохозяйственных журналах для разведения как кормовое растение». Позднее рассеянно регистрировался по всей территории, в 2000-х годах встречен в сероольшанике, по берегам водоемов. В Московской обл. вытесняется *S. caucasicum*.

С. *Sambucus racemosa* L. — древ., смежная зона с запада. Приведен П. П. Саницким (1884) «на берегу Оки, по кустарникам, несомненно дикий, в других местах, может быть, одичавший». А. Ф. Флеровым (1907) — в 5 уездах, широко с 1960-х годов. Н. Л. Дмитриев (рукопись) указывает по всей области, вблизи жилья, одичалое в лесу, по кустарникам. Нарушенные леса, чаще хвойные, распространена в долинах рек, отмечена в сероольшаниках, оврагах, на пустырях и у жилья.

С. *Symphoricarpos albus* (L.) Blake — древ., Сев. Ам. Указан в «Ценнике садового хозяйства...» (1912—1913), впервые собран в 1966 г. в г. Калуге, в сквере (КОКМ), широко культивируется; в 2000-х годах зарегистрирован в сосновых лесах. Возобновление отмечено в сложных сосняках в долине р. Угры (у ее устья).

А. *Bidens frondosa* L. — одн., Сев. Ам., в 1989 г. берег р. Оки, насыпь автодороги, на щебне (MW), широко расселился в 2000-х годах. Берега и прирусловые валы, мусорные места, преимущественно в долине р. Оки.

А. *Xanthium albinum* (Widder) H.Scholz — одн., Сев. Ам., в 1950 г. на картофельном поле (KLH), широко с 1970-х годов. Растет по песчаным отмелям, прирусловым валам у рек Оки, Жиздры, Протвы, Вытебети, Болвы.

N^9 — 4 % (16 видов) — «трансформеры» — активно внедряются во вторичные и естественные сообщества. Изменяют характер, условия, физиономичность или природу экосистем, нарушают сукцессионные связи. Эти виды широко распространились (встречены не из посадок более чем в 5 районах) и в естественных местообитаниях аспектируют, могут быть эдификаторами, при этом препятствуют возобновлению видов природной флоры или образуют монодоминантные сообщества:

А. *Elodea canadensis* Michx. — вегетативный мн. (возможно из культуры аквариумистов), Сев. Ам. Д. И. Литвинов (1895) отмечает «в заводях и луговых озерах по Оке близь Калуги... Очень пригодна для аквариумов». Позднее А. Ф. Флеров (1907) указывает в 3 уездах по двум рекам, где местами она разрастается в большом количестве. Н. Л. Дмитриев (1919) приводит по рекам Яченке, Городенке и Калужке. Позднее в 1960-х годах Н. Л. Дмитриев (рукопись) указывает элодею уже в водоемах по всей области. Образует сплошной покров на дне водоемов, и, по-видимому, может снижать численность некоторых рдестов, каулинии малой (которая регистрировалась в области в 1890 и в 1939 годах, а позднее, вплоть до 2007 г., несмотря на специальные поиски, не находилась).

С. *Festuca arundinacea* Schreb. — мн., смежная зона с юга, в 1988 г. как примесь среди сеяного луга из ежи (МНА), в 2000-х годах распространена широко. Очень устойчива, ее посевы могут быть использованы (без перезалужения) в течение 20 и более лет (Андреев, 1989). Растет по обочинам дорог, на залежах, на нарушенных лугах местами образует сплошной покров, при выпасе не поедается скотом и, распространяясь, вытесняет аборигенные луговые виды.

С. *Trisetum flavescens* (L.) Beauv. — мн., по-видимому смежная зона с запада, указан В. Я. Цингером (1885), позднее был собран в 1958 г. (KLH); в 1960-х годах Н. Л. Дмитриев (рукопись) указывает «в парках и усадьбах по преимуществу», позднее регистрировался в конце 1970—1980-х годов (МНА, MW, MWG). В 2000-х годах оказался широко распространенным по территории области, встречен в поймах рек, на обочинах дорог, образует сплошной покров на луговых склонах с выходом известняков в окрестностях г. Калуги.

С. *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. — древ., трансзонально с востока (Дальний Восток). Указан в «Ценнике садового хозяйства...» (1912—1913), впервые собран в 1954 г. в темном, сыром овражке (МНА), позднее неоднократно регистрировался на месте старинных усадеб и парков (МНА, MW, KLH), широко распространился в 2000-х годах. Растет по поймам и долинам рек, на полянах, в сложных сосняках по склонам долины, в пойме р. Угры близ устья р. Собжа в сероольшанике, а также рядом в сосняке и березняке образует сплошные монодоминантные заросли на протяжении нескольких километров под пологом леса; возобновление аборигенных видов в его зарослях отсутствует.

С. *Lupinus polyphyllus* Lindl. — мн., Сев. Ам. Указан в «Ценнике садового хозяйства...» (1912—1913) только как декоративное растение для посадок на клумбах, собран в 1958 г. (KLH), широко регистрировался в 1990-х годах (вероятно, распространился раньше).[3] Использовался как улучшающее почву растение. На севере области на месте залежей и местами в поймах рек образует сплошные заросли, вытесняя аборигенные виды, на юге области сплошные заросли не встречены.

АС. *Acer negundo* L. — древ., Сев. Ам. Указан в «Ценнике садового хозяйства...» (1912—1913); в 1971 г. прирусловой вал р. Оки, полностью одичалое (МНА), широко регистрируется в 2000-х годах, хотя, вероятно распространился раньше. Встречается по прирусловому валу рек (Оки, Жиздры, но на некоторых еще не отмечен), возможно вытесняет аборигенные виды ив (местами вместо ивняка с хмелем по берегу растет клен ясенелистный и эхиноцистис).

С. *Impatiens glandulifera* Royle — одн., трансзонально с востока (Гималаи), в 1955 г. на мусорных местах (МНА), широко в 2000-х годах, образует заросли в тенистых поймах ручьев и оврагах, вытесняя аборигенные виды (в Московской обл. наблюдалась обильно и в лесах, в Калужской обл. пока вне пойм обильно не встречена).

С. *Hippophae rhamnoides* L. — древ., трансзонально с юго-востока, впервые собран в 1966 г. в г. Калуге в сквере (КОКМ); по личному сообщению Н. В. Воронкиной широко начал высаживаться в 1970-х годах, в 2000-х годах уже широко распространен, образует монодоминантные сообщества на отвалах известковых карьеров, вытесняя аборигенные луговые виды открытых склонов, растущие в большом числе на многих зарастающих отвалах (Решетников, Крылов, 2006).

---

[3] В Калужскую обл., возможно, проник с северо-запада из Смоленской обл., где широко культивировался и натурализовался, по-видимому, раньше.

А. *Oenothera biennis* L. — дв., Сев. Ам. Собран в 1877 г., «на окраине заливного луга, все безжизненное пространство песка, так же на пашнях и в сосновом лесу» (MW), и в это время уже был широко распространен (Цингер, 1885; Флеров, 1907), растет в массе по пескам в поймах рек; так как он распространился достаточно давно, мы не можем судить о влиянии его на современные сообщества (растительные группировки), но его обилие позволяет предположить, что численность аборигенных псаммофильных видов могла под его влиянием меняться.

С. *Heracleum sosnowskyi* Manden. — мн., трасзонально с юга,[4] в 1967 г. (KLH); в 1970-х годах выращивался как силосная культура, в 2000-х годах широко распространен на залежах, по обочинам дорог и по придорожным луговинам, полностью подавляя возобновление аборигенных видов; встречается пока в небольшом числе на лугах и открытых склонах в долинах рек, вблизи залежей и дорог, и, вероятно, со временем образует и там сплошные заросли.

АС. *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray — одн., Сев. Ам., в 1971 г. одичалое по заборам (MHA); судя по сборам в 1970-х годах (MHA) уже был широко распространен по долинам рек в северо-восточной половине области; как и клен ясенелистный натурализуется в поймах рек, возможно затрудняя возобновление аборигенных видов; местами не только обвивая приречные кусты, но и образуя сплошной напочвенный покров, затрудняя возобновление аборигенных растений (наблюдения в долине р. Оки).

С. *Aster salignus*[5] Willd. — мн.; по-видимому, из культуры (Цвелёв, 2000); родительские виды из Сев. Ам. Собран в 1924 г. у берега р. Рессы и в смешанном лесу близ Скита у Оптиной пустыни (MW). В 1960-х годах Н. Л. Дмитриев (рукопись) указывает его в ольшаниках по р. Жиздре. Широко встречался в 2000-х годах (хотя, возможно, распространился раньше), нередок у обочин дорог и по придорожным луговинам, наблюдался также и по сыроватым заболоченным лугам в долине р. Болвы у д. Улемль на площади нескольких сотен метров (Ю. А. Насимовичем по аналогичным местообитаниям встречен и в Московской обл.).

А. *Erigeron canadensis* L. — дв., Сев. Ам., с 1884 г. и был широко распространен (в 8 из 23 коллекций, присланных В. Я. Цингеру); А. Ф. Флеров (1907) отмечал: «обыкновенно по всей территории», так же, как и ослинник двулетний; встречается на отмелях, песчаных лугах и сбитых песках в долинах рек и на водораздельных участках, в массе растет на залежах, обычен у дорог и на придорожных луговинах. Так же, как и в случае *Oenothera biennis,* нам сложно судить о его влиянии на современные фитоценозы, но численность близкого вида *E. acris* там, где в массе распространен *E. canadensis,* значительно ниже. Вероятно, обилие *E. canadensis* может влиять и на численность других аборигенных видов псаммофильного комплекса.

А. *E. strigosus* Muhl. ex Willd. (*Phalacroloma septentrionale* (Fern. et Wieg.) Tzvel.)) — дв., Сев. Ам., в 1962 г. был найден на лугу левого берега р. Болвы (MW). В 1970-х годах уже широко распространился, сейчас аспектирует и местами образует сплошной покров на залежах, на песчаных лугах в поймах рек, реже на открытых склонах речных долин, растет иногда на протяжении нескольких километров.

---

[4] Возможно, проник с северо-запада из Смоленской обл., но опыты по введению его в культуру производились и в Калужской обл.

[5] Систематическая принадлежность американских видов рода *Aster* нуждается на нашей территории в дальнейшем изучении.

С. *Solidago canadensis* L. — мн., Сев. Ам. В «Сборнике...» В. Я. Цингера (1885) приведен без номера: «иногда разводится в садах и часто встречается во всей области [Средней России] занесенным в совершенно одичалом состоянии». Д. И. Литвинов (1895) приводит с номером: «разводится в садах и иногда дичает; так, например, найден на берегу Оки у ж.-д. моста близ ст. Алексин». Собран в 1926 г. по канаве за усадьбами с. Подборки (КОКМ), широко в 2000-х годах встречается по обочинам дорог и залежам, растет в большом числе по пойменным лугам у р. Оки близ д. Кольцово.

С. *S. gigantea* Ait. — мн., Сев. Ам., впервые собран в 1995 г. в г. Калуге на левом берегу р. Оки, пустырь на склоне к реке (MW); по данным С. Р. Майорова, в 1990-х годах был нередок в окр. г. Калуги, широко в 2000-х годах растет на обочинах дорог и по придорожным луговинам, образуя сплошные заросли, местами аспектирует в поймах рек (в окрестностях г. Козельска на р. Жиздре и у р. Рессы к северу от г. Юхнова), в сероольшаниках (выше устья р. Собжа на р. Угре).

По меткому замечанию Л. В. Хорун с соавт. (2006), «эфемерофиты дают львиную долю прироста флористических списков, а на лицо флоры влияют мало». Активизация специальных исследований создает обманчивое впечатление о неуклонном и быстром росте числа адвентивных видов. В Калужской обл. зарегистрировано 450 адвентивных видов. Из них не преодолели барьер размножения 48 % (217 видов, степень натурализации N^0—N^2). Количество преодолевших барьер размножения 52 % (233 вида, N^3—N^9), из них при этом успешно размножающихся (натурализовавшихся) — 28 % адвентивной флоры (126 видов, N^5—N^9). Инвазионных видов в Калужской обл. 13 % от всей адвентивной флоры (58 видов, N^7—N^9).

В Тульской обл. наблюдается та же тенденция: стабильное ядро адвентивной флоры (эпекофиты, агриофиты) включает 34.9 % — 131 вид (Хорун, 1998). Аналогичных данных по всей Средней России пока еще нет, но можно предположить, что число натурализовавшихся видов будет в пределах 25—35 % адвентивной флоры региона.

Растения со степенью натурализации N^0—N^2 (не натурализовавшиеся), а возможно и N^3, N^4 (виды на начальной стадии процесса натурализации), мы предлагаем включать в общие региональные флористические списки без номера. Растения со степенью натурализации N^7—N^9 — инвазионные виды — включать в региональные «Черные книги» (Виноградова и др., 2006; Крылов и др., 2008). Это виды, которые способны к активному возобновлению, расселению, внедряющиеся в естественные местообитания, и виды, изменяющие сложившиеся фитоценозы (трансформеры). Разная степень выраженности этих характеристик может быть отражена в разном статусе видов «Черной книги» по аналогии с «краснокнижными» растениями. Мы предлагаем выделять 3 категории видов «Черной книги» с разным статусом: 3-я — это растения со степенью натурализации N^7; 2-я — N^8; 1-я — N^9.

Особенности разных групп инвазионных видов

Особенности биологии и происхождения инвазионных видов позволили выявить следующие черты каждой группы трех последних степеней натурализации:

1. Среди 15 адвентивных растений, в настоящее время активно расселяющихся и натурализующихся пока только по нарушенным местообитаниям (N^7) — большинство (13 из 15 видов) однолетники и двулетники. Исключение составляют *Puccinellia distans, Medicago sativa.* В целом в составе адвентивного компонента фло-

ры Калужской обл. малолетние виды — 39 %, многолетние травянистые — 34 % и древесно-кустарниковые растения — 27 %, все представлены примерно в равных долях. В ненарушенных сообществах лесной зоны Средней России преобладают многолетние растения, а однолетние более распространены в нарушенных местообитаниях, где и встречаются виды этой группы.

В отличие от следующих групп (N^8, N^9), в этой группе преобладают непреднамеренно занесенные растения — 12 видов. Исключение составляет *Medicago sativa*, как сорное отмечался *Vicia villosa*, который возделывался с 1960-х годов (личн. сообщ. Г. А. Дебелого (НИИСХ ЦРНЗ)). Вероятно, как пряное растение высаживалась *Elsholtzia ciliata*, но данных о посадках ее именно в Калужской обл. у нас нет. При анализе способов заноса всей адвентивной флоры области было выяснено, что преобладают преднамеренно занесенные виды. Среди ненатурализовавшихся растений (N^1—N^4) также преобладают непреднамеренно занесенные виды.

Происхождение растений в этой группе различное, но преобладает дальний трансконтинентальный (в понимании Ю. Е. Алексеева (2000)) перенос — 8 видов; по-видимому, трансзонально занесено 3 вида, и всего 1 — без сомнений из смежной географической зоны — *Puccinellia distans*. Возможно, межзонально занесены еще 3 вида: *Senecio viscosus, Veronica opaca* — с запада, *Vicia villosa* — с юга, хотя у двух последних видов, возможно, имел место трансзональный перенос.

2. Среди 27 адвентивных растений, расселяющихся и натурализующихся по нарушенным и естественным местообитаниям (N^8) большинство (21 вид), в отличие от предыдущей группы (N^7), — древесные породы и травянистые многолетники, которые преобладают в Средней полосе европейской части России и среди аборигенных видов в естественных местообитаниях. Исключение составляют 6 одно- и малолетних заносных видов, натурализующихся на отмелях (где распространены и аборигенные однолетники) — *Xanthium albinum, Bidens frondosa* (не исключено, что новые материалы со временем потребуют переноса его в следующую группу), на песках — *Anisantha tectorum*, на лугах — *Cuscuta epithymum*. Единственный однолетник, который начал распространяться в лесах — *Impatiens parviflora*.[6]

Интересна относительно большая доля деревьев и кустарников среди натурализующихся в естественных сообществах видов (9 из 27—33 %). В естественных сообществах в Калужской обл. встречается 56 видов деревьев и кустарников (из 967 видов аборигенной флоры — 6 %). Возможно, легкость внедрения деревьев в растительные сообщества может объясняться некоторой «послеледниковой обедненностью» древесной флоры, не занятыми в наших ценозах нишами деревьев и кустарников. Кроме того, в области осуществлялось планомерное озеленение древесно-кустарниковыми интродуцентами, которые специально подбирались для наших условий.

В этой группе большинство — преднамеренно занесенные растения (15 видов), но немалая доля и случайно занесенных (12 видов). Происхождение *Arrhenatherum elatius* неясно, его сеяли в травосмесях, но, по-видимому, он достаточно долго не распространялся. Не исключено, что современное его широкое распространение связано с заносом по железной дороге с юга.

Довольно большую долю среди этих растений составляют виды, занесенные трансконтинентально (11 североамериканских видов). Среди них 5 занесены случайно, а 6 — распространились из культуры, так что прямой зависимости между путем заноса и происхождением видов нет. В то же время многие виды из этой группы распространились из смежной зоны с юга или с запада (7 видов), а о происхождении 3 видов сведения противоречивы: возможно, также имел место межзональный перенос у *Poa supina, Acorus calamus, Viola odorata.* Этим, вероятно, объясняется их способность возобновляться в естественных местообитаниях, по условиям, близким к их зональным местообитаниям, и то, что в отличие от следующей группы они не нарушают сукцессионые смены в фитоценозах.

---

[6] Из однолетников в лесах широко распространены виды рода *Melampyrum*, интересно было бы проследить, сокращается ли их численность при распространении недотроги.

3. Большинство (12 из 16) видов, изменяющих характер, условия, физиономичность или природу экосистем, нарушающих сукцессионные связи, составляют интродуцированные в Калужской обл. растения. Случайно занесенными в область мы считаем: *Elodea canadensis*, которая, возможно, внедрена аквариумистами, *Oenothera biennis* и *Erigeron strigosus*, не исключено их культивирование как декоративных растений. Нет сомнений в самостоятельном (непреднамеренном) распространении в регионе лишь у *Erigeron canadensis* (хотя вид культивировался в ботаническом саду Нюрнберга с XVII в. (Виноградова и др., 2006)).

Преобладают трансконтинентальный перенос из Северной Америки (10 видов) и дальний трансзональный (Дальний Восток и Азия — 4 вида), исключение составляют лишь *Festuca arundinacea* и *Trisetum flavescens* — растения смежной зоны.

Большинство видов этой группы — многолетние растения (11 видов); одно-, двулетние составляют около 1/3, и все они натурализовались и широко распространены по долинам рек: *Impatiens glandulifera, Oenothera biennis, Echinocystis lobata, Erigeron canadensis, E. strigosus.*

4. На основании перечисленных особенностей натурализовавшихся растений и их родственных связей можно предсказать, что некоторые пока еще не распространившиеся в области виды могут увеличить свою численность и повысить степень натурализации. По нарушенным местообитаниям, вероятно, смогут натурализоваться: *Typha laxmannii*, *Reynoutria* × *bohemica*, *Kibera gallica*, *Kochia scoparia*, *Lactuca tatarica*. В естественных сообществах, возможно, натурализуются *Galega orientalis*, *Oenothera oakesiana*, *Cornus sericea*, *Helianthus tuberosus*, *Silphium perfoliatum*, *Arabidopsis arenosa*, *Crataegus horrida*, *Quercus rubra.*

Скорость расселения адвентивных видов

При анализе скорости расселения натурализовавшихся в Калужской обл. растений были сделаны следующие наблюдения. Очень быстро распространяются однолетние и двулетние растения, имеющие большую семенную продуктивность, некоторые из них распространились менее чем за 10 лет: *Poa supina, Lepidium densiflorum, Impatiens parviflora, Bidens frondosa, Chamomilla suaveolens, Erigeron annuus, E. strigosus*. В Калужскую обл. многие из них занесены случайно. Некоторые растения зарегистрированы сразу в нескольких районах, а ранее, по-видимому, просматривались: *Juncus tenuis, Echinocystis lobata, Solidago gigantea.*[7] Быстрое распространение (около 20 лет) может быть связано и с широким внедрением в культуру, например, *Festuca arundinacea.*

У растений, возобновляющихся вегетативно, скорость расселения ниже, но 2 вида оказывают сейчас существенное влияние на растительность области: *Elodea canadensis, Sorbaria sorbifolia. Elodea canadensis* быстро освоила долину р. Оки, а в других районах появилась примерно через 50 лет; *Sorbaria sorbifolia* — со времени первой регистрации в посадках до наблюдений о внедрении в естественные ценозы прошло около 90 лет. *Reynoutria japonica* не возобновляется семенами в Калужской обл., но может со временем оказаться и способным трансформировать естественные сообщества.

---

[7] По-видимому, распространился достаточно быстро, данные середины XX в. отсутствуют, так как, по всей видимости, не отличался от *Solidago canadensis.*

В естественных сообществах деревья и кустарники начали встречаться по прошествии 30—40 лет после начала широкой интродукции в области: *Amelanchier spicata, Sambucus racemosa, Fraxinus pennsylvanica, Symphoricarpos albus* (последние два вида выращивали в начале XX в., но лишь в отдельных парках и дендрариях). Большую долю одичавших деревьев и кустарников дала интродукция конца 1960—начала 1970-х годов: *Aronia mitschurinii, Physocarpus opulifolius, Caragana arborescens, Acer negundo, Hippophae rhamnoides.* Среди многолетних трав в это время высевались *Lupinus polyphyllus, Heracleum sosnowskyi,* их распространению в области способствовало: 1) широкое культивирование, 2) прекращение хозяйственной деятельности в 1990-х годах — при регулярном выкашивании и силосовании эти виды (особенно монокарпик *Heracleum sosnowskyi*) не имели возможности давать большого количества семян.

Несмотря на то что некоторые растения сравнительно быстро «ускользают из культуры», есть виды, которые культивировались в области более полувека, но они широко не дичали: *Arrhenatherum elatius, Trisetum flavescens, Parthenocissus inserta, Solidago canadensis* (см. выше), а затем начали распространяться. Это связано, вероятно, не только с возможными изменениями климата и возрастанием уровня антропогенной нагрузки, но и с различиями (генетическими) заносимых диаспор. С широким культивированием после 1960—1970-х годов может быть связано распространение спустя 50 лет после первых указаний и *Lolium perenne, Vicia villosa.*

На основании данного и предыдущего разделов можно сделать вывод, что точно предсказать результаты интродукции чужеродных видов невозможно. На небольшом карантинном участке, рекомендуемом в «Стратегии ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений» (2003) для выращивания интродуцентов и разработки рекомендаций по их сертификации, будет трудно предсказать их дальнейшее поведение и влияние на аборигенную флору и растительность.

Местообитания, по которым распространяются адвентивные виды

На основании точных сведений о местообитаниях и точках находок видов нами проанализированы местообитания, в которых встречены растения и приведены возможные причины приуроченности адвентивных видов к определенным местообитаниям или сообществам.

1. Долины рек. Как отмечал А. Ф. Флеров при анализе «Окской флоры» (1906—1910), распространение более южных растений приурочено к долине р. Оки. Он объяснил богатство ее флоры уникальными природными условиями, которые позволяют сохраниться здесь комплексу южных видов, диаспоры которых регулярно заносятся разными путями (в том числе и благодаря деятельности человека). При этом Московская «Окская флора» резко, контрастно отличалась от остальной части Московской губернии. Калужская флора долины р. Оки не столь противопоставлена флоре области в целом, этот флористический комплекс проникает на север и юг области по долинам рек Жиздры, Угры, Протвы и других более или менее крупных рек и имеет много общего с флорой Мещовского ополья. Про-

цесс распространения видов по долинам рек не отличается у аборигенных и адвентивных видов.

Большое число адвентивных видов натурализуется на открытых склонах речных долин. Этому способствует то, что они моделируют более южные места произрастания: «цирки» южной экспозиции и пески аккумулируют тепло; выходы известняков — коренных пород, — обнажаемые течением реки, аналогичны подстилающим щелочным породам более южной зоны. По открытым склонам речных долин отмечены *Anisantha tectorum, Arrhenatherum elatius, Festuca arundinacea, F. trachyphylla, Trisetum flavescens, Caragana arborescens, Lathyrus tuberosus, Cuscuta epithymum, Erigeron canadensis.*

В поймах и часто на склонах, особенно на песках, происходят регулярные естественные нарушения, обнажающие субстрат и позволяющие прорасти семенам заносимых аборигенных и адвентивных видов. На песчаных пустошах и лугах в поймах рек отмечены *Arrhenatherum elatius, Festuca arundinacea, Trisetum flavescens, Epilobium adenocaulon, Oenothera biennis, Aster salignus, Erigeron canadensis, E. strigosus, Solidago canadensis, S. gigantea.*

Еще одним естественным, но «открытым» для внедрения чужеродных видов местообитанием представляются отмели и прирусловые валы. На них распространены однолетние виды, жизненной стратегией которых является захват освободившейся площади, способность быстро приносить большое количество семян. На отмелях ослаблена конкуренция между видами и особями одного вида, что представляется чрезвычайно благоприятным для появления адвентивных растений, имеющих подобную стратегию расселения. На отмелях, по берегам водоемов распространены *Juncus tenuis* (редко), *Acer negundo, Epilobium adenocaulon, Oenothera biennis, Echinocystis lobata, Bidens frondosa, Erigeron canadensis, Xanthium albinum.*

Реки, как отмечал еще А. Ф. Флеров (1906—1910), являются путем для переноса семенного материала. Но и вегетативно расселяющиеся многолетники способны быстро распространяться по течению рек. Так, именно по рекам шло расселение *Elodea canadensis* и *Acorus calamus.*

2. Овраги, склоны. Здесь, видимо, первоочередное значение имеют обнаженный субстрат и сниженная конкуренция. Многие тенелюбивые виды натурализуются по оврагам, иногда у ручьев или у выходов ключей. Овраги в Калужской обл. приурочены не только к долинам крупных рек, но и к широколиственным лесам на плакоре, так же, как и в ряде сопредельных областей; немало оврагов в городах и поселках и в их окрестностях, что обеспечивает регулярный занос диаспор и дальнейшее расселение адвентивных видов. В оврагах, иногда у ручьев, натурализуются *Reynoutria japonica, Crataegus rhipidophylla, Impatiens glandulifera, Viola odorata, Sambucus racemosa, Symphytum asperum, Echinocystis lobata*; по выходам ключей — *Impatiens glandulifera* и *Epilobium adenocaulon.* В широколиственном лесу на склоне р. Оки — *Viola odorata* (это место напоминает овраги в г. Калуга и также находится вблизи деревни).

3. Сероольшаники в долинах рек. В них, кроме уже перечисленных факторов речной долины, вероятно, имеет значение богатство почвы, обусловленное влиянием ольхи. Не случайно именно в сероольшаниках распространяется целый ряд видов, встречающихся у жилья: *Sorbaria sorbifolia, Symphytum asperum, Sambucus racemosa, Solidago gigantea.*

4. Сосновые леса. Для внедрения адвентивных видов уязвимы сосновые леса и сложные сосняки с липой (особенно расположенные в долине Оки, низовьях рек Угры и Жиздры). Вероятно, условия для поселения чужеродных растений достаточно благоприятны: в них достаточно светло; травяной покров разрежен, наличие

липы свидетельствует о том, что почва не совсем бедная. В сосняках с липой (реже с березой) распространяются *Amelanchier spicata, Physocarpus opulifolius, Sorbaria sorbifolia, Caragana arborescens, Impatiens parviflora, Parthenocissus inserta, Myosotis sylvatica, Sambucus racemosa, Symphoricarpos albus.* В заболоченные сосняки и сосняки на песках внедряется *Aronia mitchurinii*; в сосняки-зеленомошники — *Parthenocissus inserta*; на лесные поляны — *Poa supina.* В сосняках в Калужской обл. замечена натурализация целого ряда видов, а в ельниках распространен пока только *Sambucus racemosa*, на обочинах дорог в ельниках — *Impatiens parviflora;* возможно, это объясняется интенсивным затенением и тем, что ель является более сильным эдификатором и тем самым сильнее влияет на обитающие в ельниках растения.

5. Сбитые боровые пески. Частично они имитируют более южные условия по уровню увлажнения, кроме того, на них снижена конкуренция. Эти факторы обусловливают распространение *Anisantha tectorum, Festuca trachyphylla, Lepidium densiflorum, Oenothera biennis, Erigeron strigosus.*

6. Регулярные нарушения способствуют распространению на: а) сбитых и нарушенных лугах, пастбищах: *Festuca arundinacea, Lolium perenne, Trisetum flavescens, Juncus tenuis, Sorbaria sorbifolia, Lupinus polyphyllus, Epilobium adenocaulon, Heracleum sosnowskyi, Cuscuta epithymum, Aster salignus, Erigeron canadensis, E. strigosus*; б) обочинах лесных дорог: *Poa supina, Juncus tenuis, Impatiens parviflora.* Кроме того, важным фактором здесь является и наличие распространителей диаспор адвентивных видов.

7. Светлые разреженные березняки на склонах Мещовского ополья, опушки. В них встречены *Crataegus rhipidophylla, Cerasus vulgaris, Myosotis sylvatica, Inula helenium.* Интересно, что в разреженных дубравах адвентивные виды не зарегистрированы. Следовательно, возможность распространения чужеродных видов может быть обусловлена именно изменениями ценотических связей в березняках, которые представляют собой вторичные сообщества.

Изменение при вселении адвентивного вида численности близких видов

Иногда при распространении адвентивного вида уменьшается численность аборигенного (или археофита) в том же местообитании. По нашим данным, в Калужской обл. можно привести несколько таких примеров:

1. *Lepidium densiflorum* и *L. ruderale* L. Последний В. Я. Цингер (1885) приводит как «самое обыкновенное повсеместное растение около полей по дорогам и берегам рек». До 1970-х годов в материалах KLH также представлен *L. ruderale*, который собирали по нарушенным местам, по открытым пескам и у обочин дорог. В студенческих сборах 1980-х годов он почти полностью сменился на *L. densiflorum*. Сейчас в Калужской обл. *L. ruderale* изредка регистрируется лишь на городских газонах (Воронкина и др., 2005, 2006), в то время как в поймах рек, по обочинам дорог и у полей, сорным местам, у жилья, местами в массе, отмечается близкий *L. densiflorum*.

2. *Veronica agrestis* L., *V. opaca* и *V. persica*. Интересно, что в окр. д. Сивково на залежах и полях в пойме р. Оки, где с 1970-х годов ведутся постоянные наблюдения сотрудниками и студентами КГПУ, в 1970-х годах была распространена аборигенная *V. agrestis*, позднее — в 1991 и 1997 гг. — регистрировалась *V. opaca,* а в 2006 г. нами наблюдалась уже лишь *V. persica.*

3. *Chamomilla recutita* (L.) Rausch и *C. suaveolens*. В. Я. Цингер (1885) указывает *C. recutita* «изредка около жилищ и по сорным местам», прислана она в 4 из 23 коллекций, А. Ф. Флеровым (1907) приводится в 7 уездах как обычное растение Калужской губернии. Во второй половине XX в. в связи с лекарственным значением вида были предприняты специальные его поиски и учет. Он был отмечен в разные годы в 8 районах[8] и встречался спорадически, в небольшом числе. Возможно, численность *C. suaveolens* увеличилась за счет сокращения численности *C. recutita*.

4. *Xanthium strumarium* L. и *X. albinum*. Последний широко распространился в 1970-х годах, при этом численность *X. strumarium* сократилась. В. Я. Цингеру (1885) *X. strumarium* был прислан в 4 из 23 коллекций. В начале XX в. он был распространен по отмелям и у дорог. А. Ф. Флеров (1907) отмечает его в Перемышльском и Козельском уездах. Позднее стал очень редок и почти исчез. Собран в 1965 г. в Жиздринском р-не (MW) и в 2007 г. на обочине дороги в пос. Хвастовичи (KLH). В настоящее время по отмелям, в долинах рек и у обочин дорог распространился близкий *X. albinum*.

Данные, полученные в Калужской обл., в целом дополняют и подтверждают общие закономерности натурализации адвентивных видов в Средней России (Игнатов и др., 1990; Хорун и др., 2006; Маркелова, 2004; Виноградова и др., 2006). К особенностям Калужской флоры можно отнести отличие в обилии некоторых инвазионных растений по сравнению с Московской и Смоленской областями, где, по нашим наблюдениям, значительно шире встречаются и освоили более широкий спектр местообитаний *Lupinus polyphyllus*, *Aquilegia vulgaris*, *Cornus sericea*, *Sambucus nigra*, *Lactuca tatarica* и другие. Ряд инвазионных видов Средней России (Виноградова и др., 2006) в Калужской обл. пока еще относительно редок: *Hordeum jubatum*, *Populus alba*, *Reynoutria* × *bohemica*, *Cardaria draba*, *Kibera gallica*, *Sisymbrium wolgense*, *Crataegus monogina*, *Euphorbia peplus*, *Elaeagnus angustifolia*, *Symphytum caucasicum*, *Ambrosia artemisiifolia* и *Cyclachaena xanthiifolia*. В то же время по сравнению с данными по более северным областям — Новгородской, Тверской и Псковской — некоторые растения, которые не распространяются на севере, в Калужской обл. ведут себя значительно агрессивнее. Например, в Новгородской обл. (Сенников, 2003) *Arrhenatherum elatius* и *Trisetum flavescens* (см. описания в тексте) являются «консервативным элементом флоры и либо совсем не проявляют экспансии, либо способны ограниченно расселяться в благоприятных условиях». В Тверской обл. (Маркелова, 2004) *Quercus rubra* и *Parthenocissus inserta* не возобновляются в естественных местообитаниях. В Псковской обл. (Ефимов и др., 2003) *Juncus tenuis*, *Acer negundo* пока «в естественных условиях встречаются случайно». Возможно, именно в Калужской обл. заметнее различия в поведении инвазионных видов в разных географических районах региона. Например, *Acer negundo*, который образует прибрежные заросли в долине р. Оки (на востоке области), не зарегистрирован по берегам р. Угры (крупной реки на северо-западе области). *Lupinus polyphyllus* образует обширные заросли на северо-западе области и относительно редок на юге, что может быть связано как различиями природных условий, так и тем, что его могли шире культивировать на севере.

По нашим наблюдениям, некоторые адвентивные в Калужской обл. растения, аборигенные в Тульской обл., находящиеся на северной границе естественного ареала (Шереметьева и др., 2008), по каким-то причинам заносятся редко и пока не натурализуются, например *Scilla sibirica*, *Iris aphylla*, *Silene amoena*, *Camelina sylvestris*, *Sisymbrium polymorphum*, *Veronica austriaca* и др. Вероятно, эти виды не могут преодолеть какие-либо естественные барьеры, мешающие их распространению и определяющие границу ареала, в то время как многие кавказские, средиземноморские и североамериканские растения этих барьеров не имеют.

---

[8] Во времена работ А. Ф. Флерова Калужская губерния включала 11 уездов, а во второй половине XX в. в разные периоды в состав Калужской обл. уже входило 20—27 районов.

Благодарности

Искренне благодарим за помощь в работе С. Р. Майорова, Л. В. Хорун, Н. В. Воронкину, М. И. Попченко, Г. А. Шестакову.

Исследования проведены при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Правительства Калужской области (проекты № 07-04-96432, 07-04-01503).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Матер. III Междунар. науч. конф. (Ижевск, 19—22 сентября 2006 г.). Ижевск, 2006. 124 с.

Алексеев Ю. Е. Адвентивная флора и закон зональности растительного покрова // Экология и устойчивое развитие города: Матер. III Междунар. конф. по программе «Экополис», 24—25 нояб. 2000 г., Москва. М., 2000. С. 144—146.

Андреев Н. Г. Луговое и полевое кормопроизводство. 3-е изд. М., 1989. 540 с.

Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М., 2004. 436 с.

Виноградова Ю. К. Проблема мониторинга потенциальных эргазиофитов // Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Матер. III Междунар. науч. конф. (Ижевск, 19—22 сентября 2006 г.). Ижевск, 2006. С. 29—31.

Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Первые итоги реализации проекта «Черная книга» Средней России // Флористические исследования в Средней России: Матер. VI науч. совещ. по флоре Средней России (Тверь, 15—16 апреля 2006 г.). М., 2006. С. 45—48.

Волоснова Л. Ф. Новые виды флоры Калужской области // Биол. науки. 1986. № 8. С. 71—75.

Воронкина Н. В., Крылов А. В., Решетникова Н. М., Шмытов А. А. О гербарии Калужского государственного педагогического университета им. К. Э. Циолковского // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья: Матер. XIX Всерос. науч. конф. 5—7 апреля 2005 г. Калуга, 2005. С. 331—334.

Воронкина Н. В., Крылов А. В., Решетникова Н. М., Шмытов А. А. О редких растениях Калужской области, сборы которых хранятся в гербарии Калужского государственного педагогического университета // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111. Вып. 3. С. 59—61.

Гельтман Д. В. Понятие «инвазивный вид» и необходимость изучения этого явления // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. М.; Тула, 2003. С. 35—36.

Григорьевская А. Я. Адвентивная флора Воронежской области: Исторический, биогеографический, экологический аспекты. Воронеж, 2004. 320 с.

Дмитриев Н. Л. Заметки по флоре Калужской губернии. Вып. I // Изв. Калуж. о-ва изуч. природы и местного края. 1919. Кн. 3. С. 1—39.

Дмитриев Н. Л. «Определитель» [растений Калужской области] — приблизительно 1967. 399 с. [рукопись].

Ефимов П. Г., Илларионова И. Д., Конечная Г. Ю. Инвазионные виды во флоре бассейна Западной Двины // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. М.; Тула; 2003. С. 40—41.

Егорова Н. А., Таскаева Н. Я. Флора и краткий обзор растительности района Сатинской географической станции Московского университета. М., 1972. 114 с.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Крылов А. В., Решетникова Н. М., Шестакова Г. А. О мониторинге адвентивной флоры Калужской области // Сб. науч. работ лауреатов областных премий и стипендий. Вып. 2. Ч. 2. Калуга, 2006. С. 81—92.

Крылов А. В., Решетникова Н. М., Шестакова Г. А., Воронкина Н. В. О проекте «Черная книга Калужской области» // Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья: Матер. XII Всерос. науч. конф. 3—5 апреля 2007 г. Калуга, 2008. С. 416—421.

Литвинов Д. И. Дополнение к списку растений Калужской губернии // Материалы к познанию фауны и флоры Рос. Империи. Отд. бот. М., 1890. Вып. 1. С. 229—231.

Литвинов Д. И. Список видов, дикорастущих в Калужской губернии, с указанием полезных и вредных. Калуга, 1895. VIII. 112 с.

Маркелова Н. Р. Динамика состава и структуры адвентивной флоры Тверской области: Дисс. ... канд. биол. наук. М., 2004. 290 с.

Попроцкий М. Обозрение местных растений // Материалы для географии и статистики России, собранные офицерами Генерального штаба. Калужская губерния. Ч. 1. СПб., 1864. С. 234—240.

Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Матер. науч. конф. М.; Тула, 2003. 139 с.

Решетникова Н. М., Крылов А. В. Орхидеи отвалов известковых карьеров Калужской области // Вестн. Тверского гос. ун-та. № 8 (36). 2007. С. 111—115.

Саницкий П. П. Очерк флоры Калужской губернии // Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. 1884. Т. 14. Вып. 2. С. 285—358.

Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1885. 520 с.

Сенников А. Н. Травянистые интродуценты старинных парков Новгородской области и проблемы их сохранения // Усадебные парки русской провинции: проблемы сохранения и использования: Матер. Всерос. науч. конф. Великий Новгород, 9—11 октября 2003 г. Новгород, 2003. С. 10—22.

Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений. Отв. ред. А. Н. Андреев. М., 2003. 32 с.

Флеров А. Ф. Окская флора // Тр. СПб. бот. сада. 1906—1910. Т. 27. Вып. 1—3.

Флеров А. Ф. Калужская флора: 1907—1908. Калуга, 1907 (переиздана в 1912). Ч. 1: Литература по флоре Калужской губернии.V, 61 с; Ч. 2: Собственные исследования. 435 с.; Ч. 3: Список растений Калужской губернии. 264 с.

Хорун Л. В. Адвентивная флора Тульской области: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1998. 18 с.

Хорун Л. В., Захаров В. Г., Соколов Д. Д. Количественная оценка динамики адвентивной флоры (на примере Тульской области) // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. № 4. С. 298—310.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР / Отв. ред. Ан. А. Федоров. Л., 1976. 788 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Ценник садового хозяйства Жиздринского Михайловского садового училища. 1912—1913. Материалы Государственного архива Калужской области. Научно-справочная библиотека.

Цингер В. Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1885. 520 с.

Шереметьева И. С. Хорун Л. В., Щербаков А. В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области. М., Тула, 2008. 274 с.

Шовкун М. М., Яницкая Т. О. Сосудистые растения заповедника «Калужские засеки»: Аннотированный список видов // Флора и фауна заповедников. М., 1999. Вып. 77. 52 с.

Pyšek P., Richardson D. M., Rejmanek M. et al. Alien plants in cheklists and floras: towards better communication between taxonomist and ecologist // Taxon. 2004. Vol. 53. N 1. P. 131—143.

Richardson D.M., Pyšek P., Rejmanek M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and distribution. 2000. Vol. 6. P. 93—107.

Schroeder G. Für Klassifizierung der Antropochoren // Vegetatio. 1969. Bd 16. N 5—6. S. 225—238.

SUMMARY

The current degree of adventive species naturalization of the Kaluga Region flora is analysed. The behaviour of the adventive plants is described using 10 grades of the naturalization degree: from the species not able to propagate, to the species settled in natural habitats and capable to transform to some extent plant communities. Main features of each grade are resulted, and the species are specified according to their role in a vegetation cover of the area. The invasive plants species widely extended now in the Kaluga Region are discussed in detail. Their life span, ways of introduction and range of transfer are characterized. Habitats especially liable to introduction of adventive plants are revealed in the region. The speed of dispersal of some naturalized plants and their influence on the indigenous species number in the same habitats are discussed.

УДК 581.9 (582.683.2/517.3)

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 8

© Д. А. Герман

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ВИДОВОМ СОСТАВЕ И РАСПРОСТРАНЕНИИ КРЕСТОЦВЕТНЫХ (*CRUCIFERAE*) МОНГОЛИИ

D. A. GERMAN. NEW DATA ON THE SPECIES COMPOSITION AND DISTRIBUTION OF MONGOLIAN *CRUCIFERAE*

Алтайский государственный университет,
656049 Барнаул, пр. Ленина, 61
Факс (3852) 67-09-28
E-mail: d_german@inbox.ru

Поступила 12.02.2008
Окончательный вариант получен 15.08.2008

На основании ревизии гербарных материалов по сем. *Cruciferae* B. Juss. Монголии в Гербариях ALTB, HAL, LE, MW и TK приведены новые сведения о видовом составе и распространении монгольских крестоцветных. Два вида (*Cardamine impatiens* L. и *Noccaea ferganensis* (N. Busch) Czer.) указаны впервые для Монголии; нахождение 3 (*Barbarea stricta* Andrz., *Lepidium songaricum* Schrenk и *Neotorularia korolkowii* (Regel et Schmalh.) Hedge et J. Léonard) во флоре МНР, напротив, не подтверждено. Для 20 видов уточнено распространение в Монголии по ботанико-географическим районам страны.

Ключевые слова: *Cruciferae*, флористические находки, Монголия.

Сем. *Cruciferae* B. Juss. (*Brassicaceae* Burnett) представлено в Монголии приблизительно 140 видами из 55—60 родов (подсчет автора). До сих пор регулярно появляются данные о нахождении новых для Монголии видов (Губанов, 1999; Ревушкин и др., 2001; Эбель, Рудая, 2002) и родов (Смирнов и др., 2003) крестоцветных, сведения о распространении отдельных видов (Эбель, 2002, и др.), описания новых для науки таксонов (German, 2005, 2007). Уточнению информации о видовом составе и распространении крестоцветных в Монголии способствует появление новых гербарных материалов из флористически недостаточно полно обследованных районов страны, однако бóльшая часть находок обнаруживается при критическом пересмотре старых коллекций. Такая работа, проводимая автором в последние годы, позволила прояснить некоторые вопросы географии монгольских представителей семейства (Герман, 2001, 2003; Смирнов и др., 2003). В настоящем сообщении представлен результат ревизии монгольских коллекций по сем. *Cruciferae*, осуществляемой главным образом в связи с подготовкой соответствующего тома «Флора Алтая».

Новые для Монголии виды

Cardamine impatiens L. — Кобдосский район: Баян-Ульгийский аймак, 10 км к северо-востоку от г. Баян-Ульгий, 49°04′ с. ш., 90°06′ в. д., песчанистые и щебнистые шлейфы. 9 VI 2004. С. А. Дьяченко и П. А. Косачёв (ALTB).

Довольно неожиданная находка, учитывая характер местообитания и распространения вида на Алтае. В частности, *C. impatiens* совершенно не проникает в юго-восточную часть Русского Алтая: единственное указание для этого региона во «Флора Сибири» (р. Калгута) ошибочно, поскольку основано на сборе Г. Н. Потанина: «Р. Калгутты у подножия Джильтау. 7 VI 1863. № 68. Потанин» (TK) с южных отрогов Курчумского хребта в Восточном Казахстане; данное местонахождение отмечено во «Флоре Западной Сибири» (Крылов, 1931). В пределах Западной

Монголии возможно также обнаружение *C. impatiens* в более типичных для него условиях произрастания в верховьях притоков Черного Иртыша.

Noccaea ferganensis (N. Busch) Czer. — Монгольский Алтай: Северный склон Китайского Алтая, оз. Даин-гол. 28 VI 1903. Г. Е. Грум-Гржимайло (LE, sub nom. *Thlaspi cochleariforme* DC.); Западная Монголия. Бассейн р. Ёлт-гол (верховья Черного Иртыша) близ границы с КНР. 30 км на юг от пос. Алтай Баян-Ульгийского аймака. 22 VII 1988. № 2108. Р. В. Камелин, А. Л. Буданцев, Э. Гамболд, И. А. Губанов, Ш. Дариймаа (MW, sub nom. *T. cochleariforme*).

Данный вид очень близок морфологически к широко распространенному в Монголии *N. cochleariformis* (DC.) Á. et D. Löve, от которого отличается преимущественно количественными признаками — более крепкими и высокими (до 50 см выс.) стеблями, менее развитым, обычно вовсе не выраженным каудексом, относительно более коротким (до 1 мм дл.) столбиком; кроме того, стебли у *N. ferganensis* иногда ветвятся, чего не наблюдается даже у крупных экземпляров *N. cochleariformis*. *Noccaea ferganensis* полностью замещает североазиатский аркто-монтанный *N. cochleariformis* на территории Средней Азии, Северо-Западного Синьцзяна и Восточного Казахстана, а на Алтае проходит граница распространения обоих видов: юго-западная — *N. cochleariformis* и северо-восточная, представленная монгольскими местонахождениями, — *N. ferganensis*.

Новые виды для отдельных ботанико-географических районов Монголии

Camelina microcarpa Andrz. ex DC. — Джунгарская Гоби: МНР, Хобдосский аймак, Булугун сомон, хр. Байтаг-Богдо-Нуру, сев. склон, ущелье Улясту-гола в 3—4 км от устья. 18 IX 1948. № 5524. В. И. Грубов (LE).

Вид указывается для единственного района Западной Монголии — Кобдосского (Грубов, 1982; Губанов, 1996), однако во всех отмеченных Гербариях сборы из этого района отсутствуют. В то же время для Джунгарской Гоби *C. microcarpa* до сих пор не приводился, хотя и был собран более полувека назад и правильно определен коллектором.

Crucihimalaya rupicola (Kryl.) A. L. Ebel et D. German (*Arabis rupicola* Kryl.) — Кобдосский район: Баян-Ульгийский аймак, 10 км к сев.-вост. от г. Баян-Ульгий, 49°04′ с. ш., 90°06′ в. д., на скалах. 9 VI 2004. С. А. Дьяченко и П. А. Косачёв (ALTB).

Широко распространенный в Западной Монголии скальный вид, обычный в прилегающих участках соседних районов — Монгольского Алтая и Котловины Больших озер.

Dontostemon micranthus C. A. Mey. — Прихинганский р-н: Восточный аймак, Халх-гол сомон, застава Нумэргин-гол, скалы в овраге. 27 VI 1975. № 427. О. В. Журба (LE).

Этот южносибирско-центрально-восточноазиатский вид известен из целого ряда ботанико-географических районов преимущественно в северной части Монголии, отмечен и в соседнем, Восточно-Монгольском районе.

Draba altaica (C. A. Mey.) Bunge — Гобийский Алтай: Südlische Mongolei, Bajan Chongor Aimak, Bogd Sum, Gobi Altai: Ich Bogb südl. Choch Chawsgai. 16 VII 1978. W. Hilbig & D. Bumschaa (HAL 47414, sub nom. *D. fladnizensis* Wulfen); Баян-Хонгор аймак, Баин Гоби сомон, хр. Ихэ-Богдо. Верхний пояс. Плато в верховьях пади Ихэнхуримт; типцово-кобрезиевая высокогорная степь на россыпях. 26 VI 1945. № 8673. А. А. Юнатов (LE).

Крупка алтайская широко распространена в горных системах главным образом южной части умеренной Азии; для Монголии ранее была известна из высокогорий двух западных районов — Кобдосского и Монгольского Алтая (Губанов, 1996). Нахождение вида в других районах страны маловероятно.

Draba oreades Schrenk — Гобийский Алтай: Баин Хонгор аймак, Баин Гоби сомон, хр. Ихэ-Богдо. Вершина хребта, щебнистые россыпи. № 8478. 29 VI 1945. А. А. Юнатов; там же, тогда же, верхний пояс, каменная россыпь. № 1420; Верхний пояс. Каменная россыпь. № 1421; Верхний пояс у вершины. Мелкоземистый участок среди каменной россыпи. № 1460; Верховья пади Кецу. Верхний пояс гор. Мелкоземистые участки между россыпями. № 8465; Плоский гребень хребта у края кара в верховьях Битюшен-гола. Высокогорный пояс, щебнистая россыпь. № 8537; Баин-Хонгорский аймак, Баин Гоби сомон, хр. Ихэ-Богдо-Ула. Платообразный гребень хребта восточнее вершины. Каменистая россыпь по [склону] южной экспозиции. 29 VI 1948. № 6298. В. И. Грубов; Баин-Хонгорский аймак, хр. Их-Богдо. Сев.-вост. склон, 3300 м выс. Обводненные участки кобрезиевников. 28 VI 1972. № 3448. Д. Банзрагч, И. А. Банникова, З. В. Карамышева, Н. Манибазар, Бумцент, Мунхбаяр.

Как видно, *D. oreades* достаточно обычен в верхнем поясе хр. Ихэ-Богдо-Ула. Все процитированные образцы характеризуются значительной редукцией опушения, поэтому часть из них (№ 1421, 6298, 8465) была изначально определена как *D. ochroleuca* Bunge, и на этом основании данный вид ошибочно приводился для Гобийского Алтая (Грубов, 1982; Губанов, 1996).

Draba turczaninowii Pohle et N. Busch — Прихубсугулье: Монголия. Оз. Косогол, перевал Дзиглик [(Джеглик)]. 11 VII 1902. В. Комаров (LE, sub nom. *D. hirta* L.); Северная Монголия. Западное Прихубсугулье. Верховье р. Бэлтэесийн-гол в 8 км от устья ее левого притока Бор-Хундийн-гол, в 25 км на север от пос. Сумбэр Хубсугульского аймака. Высота 2000—2100 м. 27 VI 1988. № 265. А. Л. Буданцев, Э. Гамболд, И. А. Губанов, Ш. Дариймаа, Р. В. Камелин (LE, sub nom. *D. hirta*); Гобийский Алтай: Баян-Хонгорский аймак, г. Ихэ-Богдо, южный макросклон. Кобрезиево-петрофитноразнотравное сообщество, высота 3700 м. 4 VIII 1973. № 2962. Е. А. Исаченко, Е. И. Рачковская (LE); Убур-Хангайский аймак, Баян-Гоби сомон, хр. Ихэ-Богдо, выше пади Кету, кобрезники. 29 VI 1945. № 2257. А. А. Юнатов (LE); Баян-Хонгорский аймак, Баян-Гоби сомон, хр. Ихэ-Богдо, падь Нарин-Хуримт. Средняя часть пади, сев. склон, между камнями. 28 VI 1945. № 2270. А. А. Юнатов (LE).

Долгое время вид был известен в Монголии только из Монгольского Алтая (Грубов, 1982; Губанов, 1996), а с недавнего времени также из соседнего района — Кобдосского (Смирнов и др., 2003). Для северной части Центральной Монголии *D. turczaninowii* ранее не приводился, хотя его нахождение в Северном Прихубсугулье можно было предполагать исходя из близости этой территории к locus classicus вида (плато Нуху-Дабан). Таким образом, *D. turczaninowii* отмечен теперь во всех высокогорных районах Монголии, кроме Хангая.

Goldbachia ikonnikovii Vass. — Джунгарская Гоби: Кобдосский аймак, 10—15 км к востоку от пос. Булган, отроги горы Дзагын-Улан, 46°05 ′с. ш., 91°43 ′в. д., щебнистые склоны и песчаная пустыня. 30 VI 2004. С. А. Дьяченко и

П. А. Косачёв (ALTB); Котловина Больших озер: Westlische Mongolei, [Senke der großen Seen], Chovd Aimak, Berge östl. Ulaan-Uul. Sairs. 26 VI 1974. W. Hilbig & Z. Schamsran (HAL, sub nom. *G. laevigata* (Bieb.) DC.); Средняя Халха: Убур-Хангайский аймак, Буриду сомон, к северо-востоку от сомона, в 4 км западнее гор Их-Монгол-Обо, по правому берегу р. Джергалантын-гол. Бугристые пески, заросшие кустарником. 15 VII 1952. Ц. Даважамц (LE).

Исследования последних лет демонстрируют гораздо более широкое распространение этого субэндемичного псаммофильного монгольского вида, нежели считалось еще недавно. Сейчас *G. ikonnikovii* уже известен не только из Гобийского Алтая и Долины озер (Грубов, 1982), а также, в дополнение к приведенным здесь данным, из Монгольского Алтая (Ревушкин и др., 2001) и Кобдосского района (Губанов, 1996: из-за опечатки вместо данного района (6) ошибочно указан Восточно-Монгольский (9); German et al., 2003). На основании процитированного выше сбора В. Хильбига и З. Жамсрана для Котловины Больших озер ошибочно приводился *G. laevigata* (Hilbig, Schamsran, 1976; Грубов, 1982), не встречающийся в Монголии (Герман, 2001). Из-за отсутствия материалов во всех изученных коллекциях осталось неясным, на каком сборе основано указание *G. laevigata* для Долины озер (Губанов, 1996), однако очевидно, что и оно может относиться только к *G. ikonnikovii* — единственному из двух монгольских видов *Goldbachia* DC., известному к востоку от Монгольского Алтая.

Isatis costata C. A. Mey. — Кобдосский район: Северо-Западная Монголия, Уланкомский округ, ущелье р. Харкиры, типцовая степь, 21 VI 1916. М. Нейбург (TK).

Несмотря на наличие сбора начала прошлого века, впервые на возможность нахождения вида в данном районе указали лишь В. Хильбиг и З. Жамсран (Hilbig, Schamsran, 1980), процитировав свой сбор с хр. Хархира, определенный как «*I. costata* C. A. Mey. vel *I. oblongata* DC.» в качестве новинки для района, поскольку ни один из видов рода вайда в Кобдосском районе до этого не отмечался, равно как и в вышедшем вскоре «Определителе...» В. И. Грубова (1982). Через 5 лет Хильбиг и Жамсран уже однозначно отнесли свой сбор к *I. oblongata*, что также было отмечено как новинка для района (Hilbig, Schamsran, 1985), а произрастание в регионе *I. costata*, таким образом, не подтверждалось.

·Изучение обсуждаемого образца: «West. Mongolei, Uvs aimak, Charhiraa bei Ulangom. Suslan Chamar, Hochstaudenflur im Bergwiesenbereich, 2000 m. 23 VIII 1976. W. Hilbig & Z. Schamsran» (HAL 56302) показало, что он имеет закругленные или тупо клиновидно суженные, не оттянутые на верхушке плоды, не превышающие 12 мм дл., с опушенным гнездом, поэтому однозначно может быть отнесен только к *I. costata*; такие же плоды имеет и образец, собранный М. Ф. Нейбург. Поскольку указания на другие нахождения *I. oblongata* в Кобдосском районе отсутствуют, а образцов этого вида из данного района ни в одном из изученных Гербариев нет, *I. oblongata* следует исключить из флоры этого района.

Sinapis arvensis L. — Котловина Больших озер: Westlische Mongolei, [Senke der großen Seen], Chovd Aimak, zwischen Chovd und Ongozny Ulaan uul, Tawyn Gasar. 08 VI 1974. W. Hilbig & Z. Schamsran (HAL 47373); Прихинганский р-н: Восточный аймак, Халха-гол сомон, долина р. Халхин-гол в 13 км к юго-вост. от Хамар-Дабан. Разнотравно-злаковый луг в центральной пойме. 11 VIII 1949. № 14722. А. А. Юнатов (LE, sub nom. *Brassica juncea* (L.) Czern.).

Ранее этот сорный вид был показан только для двух районов — Монгольско-Даурского и Средней Халхи (Губанов, 1996); для Западной Монголии приводится впервые.

Thlaspi arvense L. — Джунгарская Гоби: МНР, Хобдосский аймак, Булугун сомон, хр. Байтаг-Богдо-Нуру, сев. склон, ущелье Улясту-гола в 3—4 км от устья. 18 IX 1948. № 5537. В. И. Грубов (LE).

Сбор был правильно определен коллектором, но оказался не учтен в основных монгольских сводках.

Виды, нахождение которых в Монголии не подтверждается

Barbarea stricta Andrz. — Прихинганский район: Вост. Монголия. Зап. отроги Б. Хингана, 47°00′ с. ш., 119°40′ в. д., дол. р. Нумрэг-гол в районе горы Хан-Чандмань-Ула. 11 VIII 1991. № 1344. Р. В. Камелин, Ш. Дариймаа; там же, 8 VIII 1991. № 1344а. И. А. Губанов (LE, MW).

Для Монголии *B. stricta* приводится лишь на основании этих двух (фактически одного) сборов (Камелин и др., 1992). В обоих случаях речь идет о несколько более короткоплодных, чем обычно, образцах близкого вида *B. orthoceras* Ledeb., замещающего евросибирский *B. stricta* в Восточной Азии. Несмотря на небольшую длину (до 3 см), в большей степени свойственную *B. stricta*, зрелые плоды вместе с цветоножками не прижаты к оси соцветия, а большей частью заметно отклонены, а листья, включая самые верхние, рассеченные, с 2—3 парами боковых долей. Эти особенности указывают на принадлежность образцов к *B. orthoceras*, что хорошо согласуется с данными по распространению обоих видов.

Lepidium songaricum Schrenk — Монгольский Алтай: Ховд аймак, Алтай сомон, по левому притоку р. Ангирту-гол (лев. приток р. Бодонч-гол), в зарослях чия. 25 VIII 1999. А. Л. Эбель, А. Е. Сморгов, Н. В. Щёголева (LE); Баян-Ульгий аймак, Булган сомон, правобережье р. Булган в 1 км выше устья р. Индерт, на скалах. 27 VIII 2001. Н. Рудая, А. Эбель (ALTB).

На основании этих сборов вид приводился для Монголии (Ревушкин и др., 2001; Эбель, Рудая, 2002) с «джунгарского» макросклона Монгольского Алтая. В обоих случаях речь идет об угнетенных, 10—15 см выс., узко- и почти цельнолистных образцах обычного здесь *L. lacerum* C. A. Mey. *Lepidium songaricum*, широко распространенный в Казахстане, не отмечен пока восточнее своего locus classicus — г. Аркалык в Восточном Мелкосопочнике.

Neotorularia korolkowii (Regel et Schmalh.) Hedge et J. Léonard — Кобдосский р-н: Mongolia. Iter ad Chobdo. Zwischen dem 2 u. 1 Piquet. 12/24 VII 1870. Kalning (LE); Джунгарская Гоби: Dsungarische Gobi, Chovd aimak, Tal des Bodončin-gol, 20 km SW Altai-Sum, 1240 m, 16 VII 1982. № E 252. E. Jäger (HAL, sub nom. *Torularia korolkowii* Regel et Schmalh.).

Распространение этого вида в Монголии не вполне ясно; по всей видимости, он отсутствует во флоре страны. За все время ботанических исследований неоторулярия Королькова приводилась для Монголии из 3 пунктов: «по пути от р. Чуи к гор. Кобдо» (Maximowicz, 1880 : 422; 1889 : 61), урочище Алаг-Нохой-Ула (Грубов, 1979 : 404; 1982 : 132) и низовья Бодончийн-гола (Jäger et al., 1985 : 68). Первая точка отнесена В. И. Грубовым (1982) с вопросом к Кобдосскому району, остальные две расположены в монгольской части Джунгарской Гоби.

Во всех просмотренных коллекциях имеется всего 2 образца из Монголии, относимых к обсуждаемому виду; их этикетки приведены здесь. Сбор из низовий Бодончийн-гола представляет собой *Strigosella brevipes* (Bunge) Botsch. — вид, лишь недавно впервые указанный нами по собственным сборам для Монголии (Смирнов и др., 2003). К сожалению, второй сбор из Джунгарской Гоби (г. Алаг-Нохой-Ула), несмотря на просмотр всего монгольского материала по крестоцветным в LE, обнаружить так и не удалось. Интересно, что все остальные виды, впервые приведенные для Монголии в работе В. И. Грубова (1979) по сборам с крайнего запада страны, впоследствии неоднократно собирались здесь вновь и лишь *N. korolkowii* больше найден не был. Исходя из позднего времени сбора цитированного В. И. Грубовым образца (8 августа), можно предположить его принадлежность к характеризующемуся сходным опушением и закручивающимися стручками *Strigosella brevipes*, с которым *N. korolkowii* может быть легко спутан на последней стадии вегетации, как в случае со сбором, хранящимся в HAL. Косвенным подтверждением этого является и то, что характер местообитаний на крайнем западе Монголии не вполне характерен для *N. korolkowii*, тяготеющего в своем распространении к крупным горным системам, зато вполне типичен для равнинно-низкогорного пустынного *S. brevipes*. Так или иначе нахождение *N. korolkowii* в монгольской части Джунгарской Гоби гербарным материалом не подтверждается.

Третье указание (для Кобдосского ботанико-географического района) представляет наибольшую проблему, поскольку оно основано на лектотипе *Malcolmia mongolica* Maxim., конспецифичного с *N. korolkowii*, и речь идет не об отсутствии образца или неверном определении, а о возможной недостоверности информации о месте сбора, представленной на этикетке. Усомниться в том, что вид был действительно собран в пределах Кобдосского р-на, заставляют несколько фактов. Во-первых, за исключением выше прокомментированных недостоверных нахождений в Джунгарской Гоби, вид имеет весьма четко очерченный джунгарско-среднеазиатский ареал, ограничивающийся на северо-востоке Восточным Тянь-Шанем, и Монголии не достигает. Во-вторых, помимо *N. korolkowii*, известно достаточно большое число видов из разных семейств, характеризующихся сходным (главным образом ирано-туранским) ареалом, либо достигающих Монголии на крайнем западе, не переваливая через осевой хребет Монгольского Алтая, либо имеющих восточную границу ареала в Китайской Джунгарии, но известных в Монголии по единственному сбору из Кобдосского р-на. Подобное распространение демонстрируют, в частности, *Acanthophyllum pungens* (Bunge) Boiss., *Heliotropium ellipticum* Ledeb., *Phlomoides pratensis* (Kar. et Kir.) Adyl., Kamelin et Machm., *Salvia deserta* Schangin, *Dodartia orientalis* L. и некоторые другие виды. Примечательно, что все эти сборы были произведены одним коллектором, доктором Калнингом, в 1870 г., и ни до, ни после никем более эти виды здесь не находились. На этот подозрительный факт обращал внимание еще более полувека назад В. И. Грубов (1955 : 10), указавший в «Определителе...» такие виды для Кобдосского района под вопросом, и за прошедшие десятилетия ситуация совершенно не изменилась. Объяснять данный парадокс единовременным появлением и последующим быстрым исчезновением всех этих видов в Кобдосском районе (ни один из них не был собран здесь даже Г. Н. Потаниным, неоднократно и подолгу работавшим в этой части Монголии менее чем через 10 лет после Калнинга) невозможно. Наиболее вероятно, что все они были собраны где-то в другом месте, установить которое теперь вряд ли реально, но определенно за пределами Монголии. Этикетки сборов ветеринарного врача Калнинга, посетившего в 1870 г. г. Ховд (Кобдо) для изучения ящура и собиравшего растения между Кобдо и верховьями Чуи (Bretschneider, 1898 : 992), частью ограничены общим указанием «Zwischen Tschuja und Chobdo» или «Iter ad Chobdo», частью же они довольно подробны и включают и дату сбора, и конкретные пункты, действительно расположенные на северо-западе Монголии между верховьями Чуи и г. Ховд. Более того, для отдельных видов (например, *Pachyneurum grandiflorum*

(C. A. Mey.) Bunge, который обычен в Кобдосском районе и при этом не встречается к западу от Монгольского Алтая) информация об их местонахождении представляется достоверной. Исходя из этого, остается предполагать, что Калнинг одну часть растений мог собрать сам в пределах района, обозначенного на этикетках, а другую (в том числе *N. korolkowii*) мог получить от представителей местного населения, возможно собравших растения по его же просьбе, но не между Чуей и Ховдом, а значительно юго-западнее, в Китайской Джунгарии. Подытоживая сказанное, приходится констатировать, что достоверных сборов *N. korolkowii* из Монголии пока нет, и обнаружение данного вида во флоре страны маловероятно.

Виды, подлежащие исключению из флоры отдельных ботанико-географических районов Монголии

Aphragmus involucratus (Bunge) O. E. Schulz — Кобдосский район. Вид приводится для данного района из единственного местонахождения: «Басс. р. Бухэй-Мурэн, руч. Киты-тай» (Грубов, 1982 : 131), которое расположено в окр. озер Джувлукуль и Хиндиктиг-Холь на границе Республик Алтай и Тува на территории России.

Arabis fruticulosa C. A. Mey. — Кобдосский район. Впервые для Монголии вид был указан В. И. Грубовым (1977) по сбору из долины р. Улястыйн-гол (приток р. Булган-гол) в Монгольском Алтае; впоследствии собирался неоднократно и в бассейне Булган-гола, и в других местах южного склона Монгольского Алтая, открывающегося в Джунгарскую Гоби (LE!, MW!, TK!, ALTB!). В последующих сводках (Грубов, 1982; Губанов, 1996) *A. fruticulosa* приводился, кроме того, для Кобдосского района, однако сборы, подтверждающие эту информацию, во всех отмеченных Гербариях отсутствуют. Нахождение вида в данном районе маловероятно; напротив, возможно обнаружение *A. fruticulosa* в Джунгарской Гоби на хр. Байтаг-Богдо.

Arabis sagittata (Bertol.) DC. (*A. hirsuta* auct. non (L.) Scop.) — Монгольский Алтай: Хр. Адж-Богдо, южный макросклон, речка Ихэ-гол. 22 VIII 1979. № 1663. В. И. Грубов, А. Мулдашев, Ш. Дариймаа (LE); West Mongolei, Chovd aimak, Mong. Altai, Tal des Unterlauf des Bodončin-gol, Berg Censt an der östlischen Talseite 97 km oberhalb Altai-Sum, 2970 m, Rhabarberflur zwischen Granitblöcken. 12 VII 1982. № E 214. E. Jäger (HAL); Монгольский Алтай, хр. Хасагту-Хайрхан, сев. склон Цаган-Ирмык-Ула, склон сев. экспозиции в верховьях Хунхэрийн-ама. Остепненный кобрезник, 2450—2500 м. 23 VIII 1972. В. И. Грубов (UBA).

В Западной Монголии вид известен только из Монгольского Алтая, для которого впервые был указан В. Хильбигом и З. Жамсраном: «Chawtschigin am, Wegrand» (Hilbig, Schamsran, 1976). Целенаправленный поиск этого образца в гербарии университета г. Хале, к сожалению, оказался безрезультатным (возможно, он был позднее переопределен). Во всех просмотренных коллекциях, включая фотоизображения из UBA, было найдено всего три процитированных здесь образца, когда-либо определявшихся как «*A. hirsuta*», при этом первые два представляют собой — *Crucihimalaya mollissima* (C. A. Mey.) Al-Shehbaz, O'Kane et Price (*Arabidopsis mollissima* (C. A. Mey.) N. Busch), а последний — *Draba lanceolata* Royle. Таким образом, нахождение *A. sagittata* в Монгольском Алтае и в целом на западе Монголии пока не подтверждается.

Conringia planisiliqua Fisch. et Mey. — Кобдосский район. Ситуация в общем сходна с описанной выше для *Arabis fruticulosa*. Впервые для Монголии вид был указан В. И. Грубовым (1976) по собственному сбору из Джунгарской Гоби (LE!), а в последующих сводках (Грубов, 1982; Губанов, 1996) приводился также для Кобдосского района, однако сборы отсутствуют. Восточносредиземноморский пустынно-степной *C. planisiliqua* находится в Джунгарской Гоби на крайнем востоке ареала, не достигая даже Монгольского Алтая. Нахождение вида в пределах Кобдосского района крайне маловероятно.

Dontostemon crassifolius Bunge — Джунгарская Гоби: Dsungarische Gobi, Chovd aimak, Unterlauf des Bodončin-gol, 20 km SW Altai-Sum, 45°42′ N, 92°05′ E, 17 VII 1982. № E 313. E. Jäger (HAL).

Распространение многолетних видов рода *Dontostemon* Andrz. ex C. A. Mey. в Западной Монголии уточнялось нами ранее (Герман, 2003), однако на тот момент проверить данный сбор, на основании которого *D. crassifolius* был указан в качестве новинки для Джунгарской Гоби (Jäger et al., 1985 : 68), не было возможности. Его изучение показало, что он, как и ожидалось, представляет собой *D. elegans* Maxim. Очевидно, что *D. crassifolius* в своем распространении не проникает западнее Монгольского Алтая, откуда известен пока из единственного местонахождения на границе с Котловиной Больших озер: «Монгольский Алтай, котловина Цэцэг-Нур, к западу от центра Цэцэг сомона по дороге на Муст сомон. Каменистый бэль, луково-баглуровая пустыня. 11 VIII 1979. № 1260. В. И. Грубов, Ш. Дариймаа, А. Мулдашев (LE)» — это северо-западный предел распространения данного вида.

Dontostemon perennis C. A. Mey. — Прихинганский район: Западные отроги Б. Хингана, близ горы Зара-Ула. 4 VII 1987. № 1146. Э. Ганболд, И. А. Губанов, Ш. Дариймаа (MW).

Цитируемый образец был приведен под названием *D. perennis* в списке растений Прихинганья (Губанов и др., 1996), а вид указан в качестве нового для района в «Конспекте...» (Губанов, 1996). Впоследствии сбор был переопределен А. Л. Эбелем как *D. dentatus* (Bunge) Ledeb., который оказался новинкой флоры Монголии (Губанов, 1999). *Dontostemon perennis* исключается из флоры Прихинганья, поскольку данный образец являлся единственным основанием для указания этого вида на крайнем востоке страны. Наиболее восточные достоверные местонахождения *D. perennis* отмечены в Монголии в пределах Средней Халхи и Восточной Гоби (Грубов, 1982; Губанов, 1996).

Draba ochroleuca Bunge — Гобийский Алтай: все образцы из данного района, определенные таким образом, представляют *D. oreades* (см. комментарий к этому виду).

Isatis oblongata DC. — Кобдосский район (см. комментарий к *I. costata*); Монгольский Алтай — Гоби-Алтай аймак, Халюн сомон, сев. склон Монгольского Алтая, 35 км на юго-юго-запад от пос. Халюн, среди камней в лесном поясе. 14 VIII 1984. № 8972. И. А. Губанов (MW).

На основании этого единственного сбора вид был указан для данного района И. А. Губановым (1996). Как и образцы из Кобдосского района, он представляет собой *I. costata*. Таким образом, все сборы «*I. oblongata*» из Западной Монголии относятся к *I. costata*.

Microstigma deflexum (Bunge) Juz. — Заалтайская Гоби: Баян-Хонгорский аймак, подгорный шлейф горы Дзар-Хайрхан, мелкосопочник. 31 VII 1978. Г. Н. Огуреева (MW). На основании этого единственного образца данный вид был указан для Заалтайской Гоби (Губанов и др., 1987), однако он представляет собой обычный здесь *M. junatovii* Grub. Очевидно, что *M. deflexum* не встречается к западу от Монгольского и Гобийского Алтая. В то же время область распространения вида стоит пополнить Восточной Гоби — районом, из которого был описан *Sterigmostemum botschantzevii* Grub., конспецифичный с *M. deflexum.*

Ptilotrichum dahuricum Peschkova — Восточная Гоби: Монголия. Крайний юго-запад Восточногобийского аймака, около 60 км на юго-запад от пос. Сулан-Хэрэ. Северный макросклон хр. Хугдэ-Ула. На сухом склоне. 4 VIII 1989. № 316. И. А. Губанов (MW); к юго-западу от Хатун-Булака, сопки Эру-Шарын-Ула по пограничной дороге [в 10 км восточнее заставы Хэцийн-ула на юго-западе Восточногобийского аймака]. 4 VIII 1989. № 304. В. Грубов, И. Губанов, Ш. Дариймаа, У. Энхмаа (LE).

На основании этих двух образцов *P. dahuricum* был впервые указан для Восточной Гоби (Грубов и др., 1990 : 73). Помимо них, существует еще один сбор из данного района: «МНР. Восточно-Гобийский аймак. 200 км на юг от пос. Сайн-Шанд. Горы Барун-Нарийн-Ула (западный отрог хр. Хутаг-Ула). На пустынном склоне. Высота 1150 м. 8 VII 1982. № 6038. И. А. Губанов» (MW), сначала подписанный как *P. tenuifolium* (Steph. ex Willd.) C. A. Mey., но впоследствии отнесенный И. А. Губановым к *P. dahuricum.*

Все 3 образца, имея определенное габитуальное сходство с *P. dahuricum* (это высокие, (15)20—40 см выс., растения, сильно одревесневающие в нижней части и не имеющие долго остающихся розеток листьев при основании побегов текущего года), не могут быть отнесены к обсуждаемому виду, так как они густо (а не рассеянно) опушены 4-раздельными (а не 2-раздельными) волосками с перистыми лучами. Статус этих экземпляров, имеющих промежуточную между *P. dahuricum* и *P. canescens* (DC.) C. A. Mey. морфологию, пока не вполне ясен, однако совершенно очевидно, что *P. dahuricum* на юго-востоке Монголии не встречается.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность кураторам Гербариев и соответствующих их подразделений, С. А. Баландину за оперативное содействие в получении некоторых образцов из MW, Оюнцэзг Батлай — за предоставление фотоизображений экземпляров из UBU и информацию по образцам из UBA, Матиасу Хофману (Matthias Hoffmann) — за организацию работы в HAL, Г. А. Лазькову и А. Е. Бородиной-Грабовской — за продуктивную дискуссию, а также Р. В. Камелину и В. И. Дорофееву за ценные советы, позволившие значительно улучшить статью.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-90839) и Федерального агенства по науке и инновациям (контракт № 02.444.11.7252).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герман Д. А. К видовому составу крестоцветных Монголии // Turczaninowia, 2001. Вып. 4. № 3. С. 42—46.

Герман Д. А. К распространению видов рода *Dontostemon* Andrz. ex C. A. Mey. (*Cruciferae*) в Западной Монголии // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: Тез. докл. VI Междунар. науч. конф. (18—22 сентября 2003 г., Ховд, Монголия). Томск, 2003. С. 78—80.

Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.; Л., 1955. 308 с.

Грубов В. И. Шестое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 12. С. 1751—1753.

Грубов В. И. Седьмое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1309—1311.

Грубов В. И. Восьмое дополнение к списку флоры Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 3. С. 403—405.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). Л., 1982. 442 с.

Грубов В. И., Губанов И. А., Дариймаа Ш. Флористические находки в Монголии в 1989 г. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Вып. 95. № 6. С. 70—76.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.

Губанов И. А. Дополнения и исправления к «Конспекту флоры Внешней Монголии (сосудистые растения)» // Turczaninowia, 1999. Т. 2. № 3. С. 19—23.

Губанов И. А., Камелин Р. В., Дариймаа Ш. Новые местонахождения редких растений Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. № 1. С. 114—128.

Губанов И. А., Камелин Р. В., Ганболд Э., Дариймаа Ш. Флора и растительность Прихинганья и долины Халхин-гола в пределах Внешней Монголии и их особенности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. № 2. С. 49—66.

Камелин Р. В., Губанов И. А., Дариймаа Ш., Ганболд Э. Флористические новинки из Внешней Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. № 5. С. 60—71.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Т. 6. Томск, 1931. С. 1229—1448.

Ревушкин А. С., Рудая Н. А., Сморгов А. Е. и др. Флористические находки в Западной Монголии // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 142—151.

Смирнов С. В., Герман Д. А., Косачёв П. А., Дьяченко С. А. Дополнение к флоре Монголии // Turczaninowia, 2003. Т. 6. № 4. С. 11—21.

Эбель А. Л. Редкие виды рода *Draba* L. во флоре Русского и Монгольского Алтая // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Матер. I Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 26—28 ноября 2002 г.). Барнаул, 2002. С. 77—82.

Эбель А. Л., Рудая Н. А. Заметки по флоре Западной Монголии // Turczaninowia, 2002. Вып. 5. № 1. С. 32—42.

Bretschneider E. M. D. History of European botanical discoveries in China. London, 1898. 1167 p.

German D. A. Erysimum mongolicum, a new species from Mongolia, and notes on *E. vassilczenkoi* and *E. kotuchovii* (*Brassicaceae*) // Willdenowia, 2005. Vol. 35. N 2. P. 305—313.

German D. A. Critical notes on the genus *Dontostemon* (*Brassicaceae*) // Novon, 2007. Vol. 17. N 2. P. 172—175.

German D. A., Neuffer B., Friesen N., Hurka H. Contribution to the knowledge of the flora of the Mongolian Altai II // Feddes Repert. 2003. Bd 114. Hf. 7—8. S. 632—637.

Jäger E. J., Hanelt P., Davazamc C. Zur Flora der Dsungarischen Gobi (Mongolische Volksrepublik) // Flora, 1985. Bd 177. Hf. 1—2. S. 45—89.

Hilbig W., Schamsran Z. Beitrag zur Kenntnis der Flora des westlichen Teiles der Mongolischen Volksrepublik, speziell des Chovd Aimaks // Arch. Naturschutz. u. Landschaftsforsch., 1976. Bd 16. Hf. 2. S. 141—162.

Hilbig W., Schamsran Z. Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Flora des westlichen Teiles der Mongolischen Volksrepublik // Feddes Repert., 1980. Bd 91. Hf. 1—2. S. 25—44.

Hilbig W., Schamsran Z. Dritter Beitrag zur Kenntnis der Flora der Mongolischen Volksrepublik // Feddes Repert. 1985. Bd 96. Hf. 4. S. 285—298.

Maximowicz K. J. Diagnoses plantarum novarum asiaticarum // Bull. Acad. Sci. Petersb. 1880. N 26. P. 420—542.

Maximowicz K. J. Enumeratio plantarum hucusque in Mongolia nec non adjacenta parte Turkestaniae sinensis lectarum. Petropoli, 1889. Fasc. 1. 146 p.

SUMMARY

The results of revision of Mongolian *Cruciferae* collections in ALTB, HAL, LE, MW, and TK are presented. Two species (*Cardamine impatiens* L. and *Noccaea ferganensis* (N. Busch) Czer.) are reported for Mongolia for the first time. On the contrary, the occurrence of three species (*Barbarea stricta* Andrz., *Lepidium songaricum* Schrenk and *Neotorularia korolkowii* (Regel et Schmalh.) Hedge et J. Léonard) in Mongolia is not confirmed by collections. For the other 20 species (*Aphragmus involucratus* (Bunge) O. E. Schulz, *Arabis fruticulosa* C. A. Mey., *A. sagittata* (Bertol.) DC., *Camelina microcarpa* Andrz. ex DC., *Conringia planisiliqua* Fisch. et Mey., *Crucihimalaya rupicola* (Kryl.) A. L. Ebel et D. German, *Dontostemon crassifolius* Bunge, *D. micranthus* C. A. Mey., *D. perennis* C. A. Mey., *Draba altaica* (C. A. Mey.) Bunge, *D. ochroleuca* Bunge, *D. oreades* Schrenk, *D. turczaninowii* Pohle et N. Busch, *Goldbachia ikonnikovii* Vass., *Isatis costata* C. A. Mey., *I. oblongata* DC., *Microstigma deflexum* (Bunge) Juz., *Ptilotrichum dahuricum* Peschkova, *Sinapis arvensis* L., *Thlaspi arvense* L.), the data on their distribution in Mongolia (according to the botanical-geographical districts) are updated.

УДК 582.755.2 (476)

© Вал. Н. Тихомиров

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОРЛЯКОВ (*PTERIDIUM*, *HYPOLEPIDACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ БЕЛОРУССИИ

Val. N. TIKHOMIROV. MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *PTERIDIUM* (*HYPOLEPIDACEAE*) IN BELARUS

Белорусский государственный университет
220030 Республика Беларусь, г. Минск, пр. Независимости, 4
Факс +375 (17) 2775535
E-mail: Tikhomirov_V_N@list.ru
Поступила 23.03.2008
Окончательный вариант получен 08.07.2008

На территории республики Беларусь произрастают два вида орляков: *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill и *Pteridium aqiulinum* (L.) Kuhn. Сравнение морфометрических показателей 12 популяций *P. pinetorum* и 5 популяций *P. aqiulinum* показало, что они достоверно различаются по средним значениям 9 из 21 проанализированных морфологических признаков вегетативной сферы. Результаты многомерного анализа комплекса морфологических признаков подтверждают хорошую обособленность *P. pinetorum* и *P. aqiulinum*, обитающих в лесных сообществах. В открытых местообитаниях формируются растения, по комплексу морфологических признаков являющиеся как бы «переходными» между типичными *P. pinetorum* и *P. aqiulinum*, произрастающими в лесу. При этом у *P. aqiulinum* происходит укорочение рахиса, а у *P. pinetorum* — укорочение первой пары перьев первого порядка.

Ключевые слова: морфологическая изменчивость, *Pteridium*.

Род *Pteridium* Gled. ex Scop. — Орляк — имеет почти космополитное распространение, его виды произрастают по всему земному шару, за исключением полярных и аридных областей. Ранее Орляк традиционно рассматривался как монотипный род с единственным, но чрезвычайно полиморфным видом *P. aqiulinum* (L.) Kuhn. Так, R. M. Tryon (1941) этот вид был разделен на 2 подвида с 12 разновидностями. Современное изучение морфологического и генетического разнообразия в пределах рода показало, что по меньшей мере 7 разновидностей (всего было исследовано 11 из 12 выделенных) являются хорошо отличимыми видами, а 2 — таксонами гибридного происхождения (Thomson, 2000).

В то же время вопрос о таксономической принадлежности восточноевропейских орляков до настоящего времени остается дискуссионным. Так, R. M. Tryon для данного региона приводит 2 разновидности: *P. aquilinum* subsp. *typicum* var. *typicum* и *P. aquilinum* subsp. *typicum* var. *latiusculum*. Последняя многими исследователями рассматривается как самостоятельный вид *P. latiusculum* (Desv.) Hieron. ex R. E. Fr. В 1995 г. C. N. Page и R. R. Mill (1995a, b), отрицая наличие в Европе *P. latiusculum*, описанного с территории Северной Америки, описали новый вид орляка — *P. pinetorum* C. N. Page и R. R. Mill. В то же время, по мнению T. Karlsson (2000) и Н. Н. Цвелёва (2005а, б), в Скандинавии и Восточной Европе произрастает именно *P. latiusculum* (Desv.) Hieron. ex R. E. Fr. (*P. aquilinum* subsp. *latiusculum* (Desv.) Hultén). При этом *P. pinetorum* рассматривается либо как его синоним, либо как гибрид между *P. latiusculum* и *P. aquilinum*. Однако по данным молекулярной биологии (изоферментный анализ, анализ секвенсов хлоропластной ДНК, рестрикции эндонуклеазных сайтов и др.), все изученные растения *P. latiusculum*-морфотипа из Европы оказались более сходными с *P. aquilinum*, чем с типичным *P. latiusculum* из Северной Америки. Они представляют собой, по-видимому, стабилизировавшиеся гибриды североамериканских растений и европейского *P. aquilinum* subsp. *aquilinum* (см. обзор данного вопроса у J. A. Thomson, 2004). Это дает нам основание рассматривать, вслед за C. N. Page и R. R. Mill (1995a, b), европейские растения данного морфотипа в качестве самостоятельного вида *P. pinetorum*, тем более, что сравнительного морфологического анализа материала по данной группе из Европы и Северной Америки еще не проводилось. Сомнения Н. Н. Цвелёва (2005а, б) по поводу произрастания на территории Беларуси типичного *P. aquilinum* основаны на недоразумении, возникшем вследствие того, что в Гербарии БИН РАН (LE) до недавнего времени отсутствовали сборы данного вида с территории Республики Беларусь.

P. aquilinum — довольно редкий в республике западно- и центральноевропейский вид, на территории Беларуси находящийся на восточной границе ареала. На сегодняшний день распространение этого вида на территории республики и вообще восточная граница его распространения окончательно не установлены. В Беларуси известны достоверные места произрастания этого вида в Минском и Воложинском районах Минской обл. Он довольно хорошо отличается от широко распространенного *P. pinetorum* характером роста вай (у *P. aquilinum* они почти прямостоячие, в результате чего боковые сегменты располагаются как бы в несколько ярусов, а у *P. pinetorum* пластинка расположена под углом относительно черешка и боковые сегменты расположены в одной плоскости) и характером опушения молодых улиток (у *P. aquilinum* они густо опушены длинными белыми волосками, тогда как у *P. pinetorum* — более короткими рыжевато-коричневыми волосками). Отличия этих видов по остальным признакам обсуждаются далее.

Оба вида орляков на территории Беларуси являются лесными видами, для которых открытые местообитания экстремальны. Несмотря на то что *P. aquilinum* в Центральной Европе зачастую произрастает в открытых местообитаниях, на восточной границе ареала это все же типичный лесной вид, который на вырубках и гарях вначале буйно разрастается, но через несколько лет вытесняется крупнотравьем. По-видимому, это связано с тем, что в условиях с более суровыми по сравнению с Центральной Европой зимами его корневища могут время от времени повреждаться морозом.

Ранее нами были опубликованы краткие предварительные итоги изучения изменчивости морфологических признаков орляков на территории Беларуси (Тихомиров, 2004). В настоящей статье приводятся развернутые результаты наших исследований с привлечением гораздо большего количества исследованных ценопопуляций.

Материал и методика

Материал собирался в 2004—2006 гг. в естественных условиях на территории Минской, Могилевской и Брестской областей Беларуси. При этом было исследовано 12 ценопопуляций (ЦП) *Pteridium pinetorum* и 5 ЦП *P. aquilinum* (табл. 1).

Для изучения влияния условий местообитания на морфологические особенности вай орляков все ЦП нами были разбиты на две группы: ЦП, произрастающие на опушках, вырубках, в сильно разреженных лесах (ЦП 2, ЦП 9 и ЦП 13 у *P. aquilinum*, ЦП 10 и ЦП 11 у *P. pinetorum*), и ЦП, произрастающие под развитым пологом леса (все остальные). Кроме того, нами были сделаны 2 выборки (ЦП 7 и ЦП 9 у *P. aquilinum*, а также ЦП 8 и ЦП 10 у *P. pinetorum*) в пределах одной заросли, но в контрастных местообитаниях: под пологом леса и на его опушке (ЦП 10) или на вырубке (ЦП 9); а также были сделаны 2 выборки (ЦП 16 и ЦП 17) в пределах одного фитоценоза, в котором оба изучаемых вида произрастали совместно.

ТАБЛИЦА 1

Исследованные ценопопуляции *P. pinetorum* и *P. aquilinum*

№ ЦП	Вид	Местонахождение	Местообитание	Проективное покрытие, %
1	*Pteridium pinetorum*	Минская обл., Воложинский р-н, окр. геобазы БГУ	Сосняк орляково-чернично-мшистый	45
2	*P. aquilinum*	То же	Сильно разреженный сосняк мшисто-орляковый	80
3	*P. pinetorum*	Могилевская обл., Мстиславский р-н, окр. д. Печковка	Березняк сосново-орляковый	60
4	*P. pinetorum*	То же	Березняк дубняково-орляковый	60
5	*P. pinetorum*	Минская обл., Логойский р-н, окр. д. Вераги	Ельник осиново-орляковый	30
6	*P. pinetorum*	Могилевскаая обл., Осиповичский р-н, окр. д. Талька	Сосняк долгомошно-черничный	20
7	*P. aquilinum*	Минская обл. и р-н, окр. о. п. Волчковичи	Сосняк елово-орляковый	60
8	*P. pinetorum*	Минская обл. и р-н, окр. д. Щомыслица	Ельник дубняково-орляковый	60
9	*P. aquilinum*	Минская обл. и р-н, окр. о. п. Волчковичи	4-летняя вырубка на месте сосняка елово-орлякового	80
10	*P. pinetorum*	Минская обл. и р-н, окр. д. Щомыслица	Опушка ельника дубняково-орлякового	80
11	*P. pinetorum*	Могилевская обл., Мстиславский р-н, окр. д. Печковка	Опушка сосняка орляково-мшистого	80
12	*P. pinetorum*	Минская обл., Воложинский р-н, окр. геобазы БГУ	Сосняк чернично-орляковый	65
13	*P. aquilinum*	То же	Опушка сосняка мшисто-орлякового в пойме реки	80
14	*P. pinetorum*	Брестская обл., Барановичский р-н, окр. г. Барановичи	Березняк сосново-орляковый	40
15	*P. pinetorum*	Брестская обл., Барановичский р-н, окр. д. Молчадь	Сосняк орляково-чернично-мшистый	40
16	*P. aquilinum*	Минская обл., Воложинский р-н, окр. геобазы БГУ	То же	60
17	*P. pinetorum*	То же	» »	40

В каждой ценопопуляции анализировалось по 100 вай. Для каждой вайи учитывались следующие параметры: расстояние от самой высокой точки вайи до поверхности земли (H, см), длина черешка (L_r, см), длина пластинки (L_l, см), длина участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки (L_{cs}, см), длина первого бокового сегмента первого порядка (L_{1s}, см) и его ширина (W_{1s}, см), длина второго бокового сегмента первого порядка (L_{2s}, см) и его ширина (W_{2s}, см), длина перышка на боковом сегменте второго порядка (L_p, мм) и его ширина (W_p, мм), а также число волосков по краю ложного индузия данного перышка (на участке 5 мм, N_h, шт.), число дважды перистых пар сегментов первого порядка на оси пластинки (N_{cs}, шт.), число дважды перистых пар сегментов первого порядка оси нижнего сегмента первого порядка (N_{1s}, шт.). Кроме того, для характеристики формы вайи рассматривались: отношение длины пластинки к длине черешка (L_r/L_l), степень удлиненности пластинки ($L_l/2L_{1s}$), перышка (L_p/W_p), участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки ($L_{cs}/2L_{2s}$), первого (L_{1s}/W_{1s}) и второго (L_{2s}/W_{2s}) бокового сегмента, а также отношение длины участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки к длине первого бокового сегмента (L_{cs}/L_{1s}) и отношение длины первого бокового сегмента к длине второго бокового сегмента (L_{1s}/L_{2s}).

Для каждого параметра определяли среднее значение (*M*) и его ошибку (*m*). Для оценки «нормальности» распределений по отдельным признакам был использован тест Колмогорова—Смирнова. Достоверность различий между видами по средним значениям отдельных параметров оценивали с помощью критерия Манна—Уитни. Кроме того, для изучения структуры изменчивости морфологических признаков изучаемых ценопопуляций использовался метод главных компонент (PCA) (без вращения), дискриминантный анализ (DA) (пошаговое включение с использованием расстояния Махаланобиса) и одномерный двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Статистическая обработка полученного материала проводилась в пакете SPSS for Windows (13.0).

Результаты и обсуждение

Данные о морфологических характеристиках исследованных популяций *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* представлены в табл. 2. Ценопопуляции изучаемых видов достоверно различаются по средним значениям целого комплекса признаков, прежде всего по высоте вай: от 44.60 (ЦП 5, ельник) до 85.85 см (ЦП 13, опушка) у *P. pinetorum* и 103.13 (ЦП 9, опушка на плакоре) до 140.35 см (ЦП 13, опушка в пойме реки) у *P. aquilinum*. Значительно различаются также линейные размеры пластинки, причем у *P. aquilinum* пластинка больше вытянута в длину (максимально до 120.19 против 69.86 см у *P. pinetorum*), длина ее превышает ширину и она имеет эллиптическую или яйцевидную форму ($L_l/2L_{1s}$ от 1.03 до 1.29; L_{cs}/L_{1s} от 1.42 до 1.87). У *P. pinetorum* же ширина пластинки превышает ее длину, а длина первого бокового сегмента первого порядка примерно равняется длине участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки, отчего пластинка приобретает вид треугольника с почти равными лопастями ($L_l/2L_{1s}$ от 0.65 до 0.88; L_{cs}/L_{1s} от 0.86 до 1.21).

Особо стоит остановиться на таком признаке, как опушение ложного индузия. Этот признак T. Karlsson (2000) указывает в качестве одного из диагностических при разграничении данных таксонов. В то же время Н. Н. Цвелёв (2005а) отмечает относительную значимость этого признака. Как показали наши исследования, все проанализированные ЦП *P. aquilinum* оказались довольно мономорфны по этому признаку и имели хорошо опушенные ложные индузии. В то же время в случае с *P. pinetorum* ситуация оказалась несколько более сложной: ЦП 1 и ЦП 12 имели слабоопушенные ложные индузии, а у ЦП 3 и ЦП 11 опушение ложного индузия не отличалось от такового у *P. aquilinum*. У остальных же исследованных ЦП данного вида около четверти вай имели опушенный ложный индузий, а остальные — почти голый. Вероятно, в данном случае (по крайней мере, в условиях Беларуси) опушение ложного индузия не может использоваться в качестве основного диагностического признака.

Многомерный анализ. Для комплексного анализа изменчивости признаков вай и проверки видовой самостоятельности *P. aquilinum* и *P. pinetorum* нами был использован компонентный анализ (PCA). В связи с тем что распределение значе-

ТАБЛИЦА 2

Средние значения параметров вай и их ошибки для выборок *Pteridium pinetorum* и *P. aquilinum* и достоверность их отличий по критерю Манна—Уитни

Параметры	*Pteridium pinetorum*								
	1	3	4	5	6	8	10	11	12
H	66.28 ± 0.86	64.87 ± 0.95	73.89 ± 1.20	44.60 ± 0.73	50.84 ± 0.79	70.67 ± 1.22	85.85 ± 1.55	63.15 ± 1.19	58.31 ± 0.68
L_r	52.49 ± 0.70	41.91 ± 0.71	52.07 ± 0.76	33.57 ± 0.54	38.62 ± 0.68	50.18 ± 0.80	62.94 ± 1.22	43.53 ± 0.84	43.13 ± 0.56
L_l	59.75 ± 0.63	46.58 ± 0.55	53.10 ± 0.65	45.05 ± 0.59	45.62 ± 0.59	56.02 ± 0.82	69.86 ± 0.85	55.83 ± 1.03	54.47 ± 0.58
L_{cs}	45.51 ± 0.51	33.38 ± 0.42	40.25 ± 0.50	33.71 ± 0.51	32.65 ± 0.45	41.93 ± 0.63	53.88 ± 0.73	42.13 ± 0.83	41.47 ± 0.46
L_{1s}	43.61 ± 0.46	38.72 ± 0.45	41.24 ± 0.39	34.88 ± 0.44	35.63 ± 0.50	42.05 ± 0.62	45.26 ± 0.67	36.37 ± 0.53	42.64 ± 0.44
W_{1s}	38.51 ± 0.47	34.94 ± 0.45	36.57 ± 0.43	25.43 ± 0.47	29.42 ± 0.43	31.87 ± 0.54	34.10 ± 0.50	27.13 ± 0.49	35.83 ± 0.54
L_{2s}	34.42 ± 0.37	28.12 ± 0.36	34.37 ± 0.44	27.03 ± 0.44	27.66 ± 0.41	33.95 ± 0.45	41.03 ± 0.50	35.30 ± 0.61	33.30 ± 0.43
W_{2s}	23.76 ± 0.31	19.37 ± 0.33	22.12 ± 0.41	14.53 ± 0.35	16.78 ± 0.31	20.63 ± 0.41	27.46 ± 0.44	22.31 ± 0.43	21.83 ± 0.36
N_{cs}	3.67 ± 0.05	3.91 ± 0.04	3.02 ± 0.03	3.01 ± 0.05	2.93 ± 0.05	3.92 ± 0.05	4.41 ± 0.06	3.35 ± 0.06	3.16 ± 0.04
N_{1s}	2.75 ± 0.04	3.19 ± 0.05	0.95 ± 0.05	1.22 ± 0.09	0.97 ± 0.06	2.45 ± 0.06	1.91 ± 0.08	0.83 ± 0.09	1.95 ± 0.07
L_p	10.08 ± 0.18	6.98 ± 0.15	6.46 ± 0.10	5.06 ± 0.12	6.73 ± 0.15	6.93 ± 0.15	11.28 ± 0.20	7.04 ± 0.16	7.23 ± 0.13
W_p	3.20 ± 0.03	2.42 ± 0.02	2.89 ± 0.03	2.95 ± 0.04	3.15 ± 0.04	2.80 ± 0.03	3.60 ± 0.04	2.94 ± 0.03	2.85 ± 0.03
N_h	0.52 ± 0.12	15.86 ± 1.01	7.34 ± 0.58	7.11 ± 0.71	3.33 ± 0.48	5.00 ± 0.36	6.01 ± 0.53	25.13 ± 0.73	0.18 ± 0.06
L_r/L_l	0.47 ± 0.01	0.47 ± 0.01	0.49 ± 0.01	0.43 ± 0.01	0.46 ± 0.01	0.47 ± 0.01	0.47 ± 0.01	0.44 ± 0.01	0.44 ± 0.01
$L_l/2L_{1s}$	0.76 ± 0.01	0.65 ± 0.01	0.69 ± 0.01	0.70 ± 0.01	0.68 ± 0.01	0.72 ± 0.01	0.88 ± 0.01	0.82 ± 0.01	0.68 ± 0.01
$L_{cs}/2L_{2s}$	0.68 ± 0.01	0.62 ± 0.01	0.61 ± 0.01	0.65 ± 0.01	0.61 ± 0.01	0.66 ± 0.01	0.71 ± 0.01	0.63 ± 0.01	0.66 ± 0.01
L_{1s}/W_{1s}	1.14 ± 0.01	1.11 ± 0.01	1.13 ± 0.01	1.40 ± 0.02	1.22 ± 0.01	1.33 ± 0.01	1.33 ± 0.01	1.36 ± 0.02	1.20 ± 0.01
L_{2s}/W_{2s}	1.46 ± 0.01	1.47 ± 0.01	1.58 ± 0.02	1.91 ± 0.03	1.67 ± 0.02	1.68 ± 0.02	1.52 ± 0.02	1.60 ± 0.02	1.54 ± 0.02
L_{cs}/L_{1s}	1.05 ± 0.01	0.86 ± 0.01	0.98 ± 0.01	0.97 ± 0.01	0.92 ± 0.01	1.00 ± 0.01	1.21 ± 0.02	1.16 ± 0.02	0.97 ± 0.01
L_{1s}/L_{2s}	1.27 ± 0.01	1.38 ± 0.01	1.21 ± 0.01	1.30 ± 0.01	1.29 ± 0.01	1.24 ± 0.01	1.11 ± 0.01	1.04 ± 0.01	1.29 ± 0.01
L_p/W_p	3.14 ± 0.04	2.86 ± 0.04	2.22 ± 0.02	1.72 ± 0.03	2.12 ± 0.03	2.46 ± 0.03	3.14 ± 0.04	2.38 ± 0.04	2.54 ± 0.03

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Параметры	*Pteridium pinetorum*			*Pteridium aquilinum*					P
	14	15	17	2	7	9	13	16	
H	77.35 ± 1.56	71.63 ± 1.20	61.58 ± 0.80	106.51 ± 1.68	104.16 ± 1.84	103.13 ± 1.20	140.35 ± 1.84	114.19 ± 1.59	***
L_r	50.77 ± 0.97	50.90 ± 0.77	48.32 ± 0.69	63.69 ± 1.07	58.23 ± 0.92	52.79 ± 0.90	68.81 ± 1.20	58.61 ± 1.04	**
L_l	65.25 ± 1.07	62.56 ± 0.82	62.74 ± 0.67	81.97 ± 1.12	100.95 ± 1.56	73.04 ± 0.91	106.71 ± 1.68	120.19 ± 1.45	***
L_{cs}	49.60 ± 0.84	47.97 ± 0.67	47.74 ± 0.53	63.50 ± 0.95	77.23 ± 1.25	53.87 ± 0.84	83.59 ± 0.59	94.40 ± 1.26	***
L_{1s}	49.87 ± 0.64	51.10 ± 0.65	48.52 ± 0.54	45.16 ± 0.60	46.29 ± 0.61	38.22 ± 0.48	45.23 ± 0.60	51.32 ± 0.56	—
W_{1s}	42.46 ± 0.55	45.96 ± 0.61	39.15 ± 0.52	31.94 ± 0.61	26.88 ± 0.45	22.87 ± 0.48	28.23 ± 0.65	29.55 ± 0.43	*
L_{2s}	42.92 ± 0.80	41.06 ± 0.61	37.70 ± 0.41	48.78 ± 0.60	48.91 ± 0.69	40.64 ± 0.48	54.52 ± 0.69	59.50 ± 0.65	**
W_{2s}	29.00 ± 0.66	27.11 ± 0.54	22.61 ± 0.36	30.31 ± 0.51	26.13 ± 0.44	23.99 ± 0.48	34.74 ± 0.59	34.51 ± 0.54	**
N_{cs}	3.93 ± 0.07	3.87 ± 0.07	3.69 ± 0.05	5.05 ± 0.07	6.79 ± 0.07	5.80 ± 0.07	7.04 ± 0.06	6.33 ± 0.06	***
N_{1s}	2.78 ± 0.06	2.85 ± 0.06	3.10 ± 0.06	1.48 ± 0.07	1.90 ± 0.08	0.85 ± 0.08	1.24 ± 0.07	0.81 ± 0.06	—
L_p	10.11 ± 0.30	8.83 ± 0.19	8.74 ± 0.13	13.54 ± 0.21	9.39 ± 0.18	8.59 ± 0.17	13.38 ± 0.25	9.03 ± 0.15	*
W_p	3.06 ± 0.05	3.14 ± 0.03	3.61 ± 0.05	3.72 ± 0.03	2.58 ± 0.02	3.04 ± 0.03	3.05 ± 0.03	2.61 ± 0.04	—
N_h	2.54 ± 0.20	6.95 ± 0.35	5.32 ± 0.27	21.32 ± 0.56	10.03 ± 0.39	20.70 ± 0.95	30.29 ± 0.65	13.56 ± 0.35	**
L_r/L_l	0.45 ± 0.01	0.45 ± 0.01	0.43 ± 0.01	0.44 ± 0.01	0.37 ± 0.01	0.42 ± 0.01	0.39 ± 0.00	0.33 ± 0.01	**
$L_l/2L_{1s}$	0.71 ± 0.01	0.68 ± 0.01	0.71 ± 0.01	1.05 ± 0.02	1.21 ± 0.02	1.03 ± 0.01	1.28 ± 0.02	1.29 ± 0.02	***
$L_{cs}/2L_{2s}$	0.63 ± 0.01	0.63 ± 0.01	0.66 ± 0.01	0.72 ± 0.01	0.86 ± 0.01	0.71 ± 0.01	0.83 ± 0.01	0.87 ± 0.01	***
L_{1s}/W_{1s}	1.19 ± 0.02	1.12 ± 0.01	1.25 ± 0.01	1.44 ± 0.02	1.74 ± 0.02	0.71 ± 0.02	1.64 ± 0.02	1.75 ± 0.02	***
L_{2s}/W_{2s}	1.50 ± 0.02	1.54 ± 0.02	1.69 ± 0.02	1.63 ± 0.02	1.89 ± 0.02	1.73 ± 0.02	1.59 ± 0.02	1.74 ± 0.02	—
L_{cs}/L_{1s}	0.99 ± 0.01	0.94 ± 0.01	0.99 ± 0.01	1.44 ± 0.04	1.67 ± 0.02	1.42 ± 0.02	1.87 ± 0.04	1.86 ± 0.03	***
L_{1s}/L_{2s}	1.18 ± 0.01	1.25 ± 0.01	1.29 ± 0.01	0.93 ± 0.01	0.95 ± 0.01	0.94 ± 0.01	0.83 ± 0.01	0.87 ± 0.01	***
L_p/W_p	2.76 ± 0.05	2.81 ± 0.05	2.43 ± 0.03	3.64 ± 0.05	3.64 ± 0.06	2.82 ± 0.04	4.42 ± 0.09	3.48 ± 0.04	**

Примечание. Здесь и далее в табл. 3—6 расшифровку номеров популяций (1—17) и параметров ($H - L_p/W_p$) см. в тексте. P — достоверность различий: *** — на 99.9%-м уровне значимости; ** — на 99%-м уровне; * — на 95%-м уровне; «—» — различия незначимы.

ТАБЛИЦА 3

Результаты анализа главных компонент параметров вайи ценопопуляций *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum*

Параметры	F_1	F_2	Параметры	F_1	F_2
L_l	0.966	0.032	L_p	0.687	0.531
L_{cs}	0.960	0.035	L_{1s}/W_{1s}	0.685	−0.502
L_{2s}	0.910	0.269	L_r	0.667	0.377
H	0.903	0.075	L_r/L_l	−0.596	0.277
N_{cs}	0.903	−0.043	N_h	0.468	−0.277
$L_l/2L_{1s}$	0.902	−0.321	W_{1s}	−0.204	0.876
L_{cs}/L_{1s}	0.895	−0.325	L_{1s}	0.438	0.712
L_{1s}/L_{2s}	−0.840	0.220	N_{1s}	−0.193	0.696
L_p/W_p	0.795	0.320	L_{2s}/W_{2s}	0.066	−0.559
W_{2s}	0.786	0.498	W_p	0.105	0.520
$L_{cs}/2L_{2s}$	0.760	−0.280			

Примечание. F_1, F_2 — главные компоненты.

ний всех изученных признаков, за исключением счетных, в пределах каждой ЦП достоверно не отличалось от нормального (Z Колмогорова—Смирнова не более 1.3 при 1.85 для $P_0 = 0.05$), нами не проводилось дополнительного преобразования признаков.

В ходе проведенного анализа были выделены 4 главные компоненты с собственными значениями выше единицы, которые описывали более 80 % общей дисперсии признаков. Интерпретируемые результаты при этом получаются при анализе первых двух главных компонент (51 и 18.75 % общей дисперсии соответственно). Максимальные нагрузки на первую главную компоненту имеют признаки, характеризующие разрастание вайи в длину (табл. 3). В то же время вторая главная компонента имеет положительные связи с линейными размерами первого бокового сегмента и отрицательные — со степенью удлиненности пластинки, участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки, первого и второго боковых сегментов, а также с отношением длины участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки к длине первого бокового сегмента. Таким образом, вторую главную компоненту можно интерпретировать как фактор разрастания пластинки в ширину.

Анализ распределения особей *P. aquilinum* и *P. pinetorum* показал, что они довольно четко разделяются в пространстве первой и второй главных компонент (рис. 1), хотя и имеется небольшая зона перекрывания. Основное расхождение видов происходит по первой главной компоненте. Как показывает анализ положения отдельных ЦП в пространстве выделенных компонент (рис. 2),[1] перекрывание происходит, в первую очередь, за счет близости двух пар ценопопуляций, принадлежащих разным видам: 1) ЦП 9 (*P. aquilinum*, вырубка) и ЦП 11 (*P. pinetorum*, опушка); 2) ЦП 2 (*P. aquilinum*, сильно разреженный сосняк) и ЦП 10 (*P. pinetorum*, опушка).

Учет особенностей местообитания анализируемых ЦП хорошо объясняет причины возникновения зоны перекрывания на рис. 1. Она возникает за счет того, что на открытых местообитаниях, которые являются для обоих видов экстремальными, происходит конвергенция морфологических признаков у обоих видов. В то же вре-

---

[1] Ввиду плохой читаемости графиков, на которых были бы показаны облака рассеяния всех 17 ЦП, на рис. 2 и 3 нами представлены только положения центроидов ЦП.

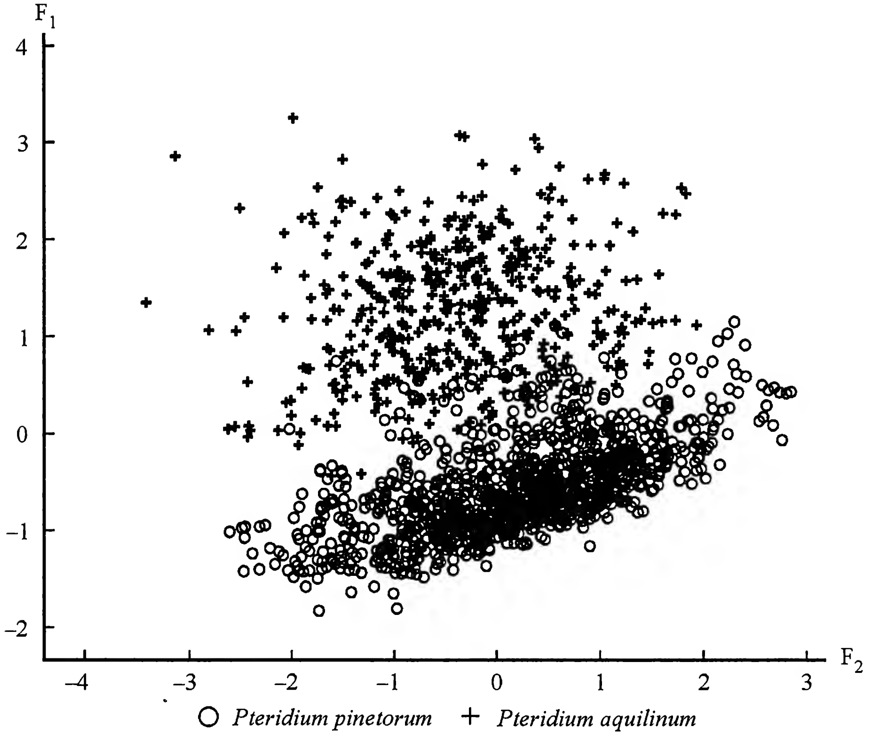


Рис. 1. Распределение особей *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* в пространстве первой (F_1) и второй (F_2) главных компонент.

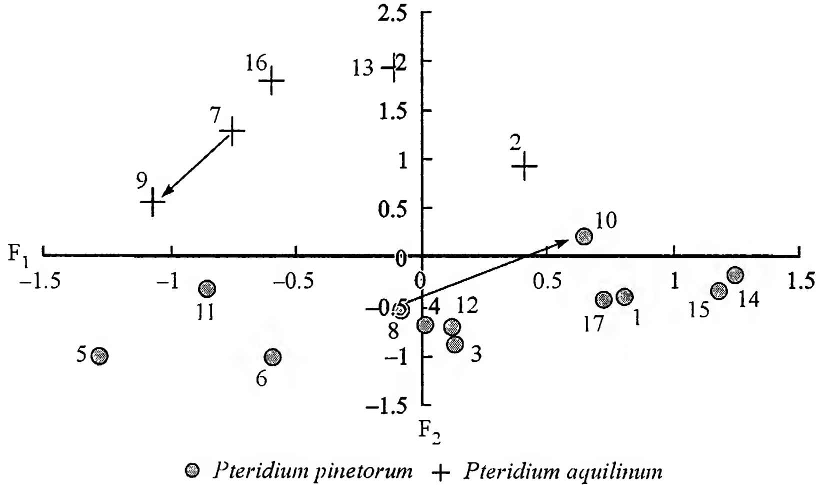


Рис. 2. Положение центроидов ценопопуляций *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* в пространстве первой (F_1) и второй (F_2) главных компонент (стрелками показано направление от лесной к опушечной ЦП).

Здесь и на рис. 3 расшифровку номеров ценопопуляций (1—17) см. в тексте.

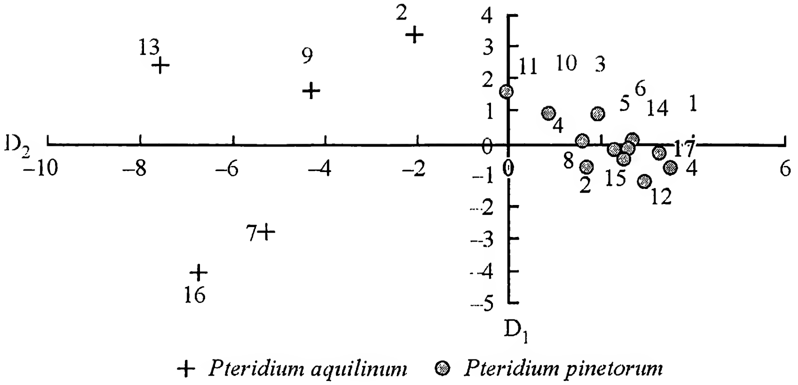


Рис. 3. Положение центроидов ценопопуляций *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* в пространстве первой (D_1) и второй (D_2) канонических дискриминантных функций.

мя сравнение видов только по лесным ЦП показывает, что они хорошо обособлены друг от друга.

Дискриминантный анализ (DA), при проведении которого в качестве группирующей переменной был использован номер ЦП, подтверждает выводы, полученные при сравнении средних значений изученных признаков и по результатам PCA. Как видно из рис. 3, виды довольно четко обособляются друг от друга в пространстве первой и второй канонических дискриминантных функций. При этом относящиеся к *P. pinetorum* ЦП образуют очень плотное скопление, а ЦП *P. aquilinum* формируют значительно большее облако рассеяния, что связано, в первую очередь, с тем,

ТАБЛИЦА 4

Результаты классификации ЦП *Pteridium aquilinum* и *P. pinetorum* с помощью дискриминантного анализа

№ ЦП	Исходная классификация	Предсказанная классификация, %	
		Pteridium aquilinum	*Pteridium pinetorum*
1	*Pteridium pinetorum*	0	100
2	*P. aquilinum*	80	20
3	*P. pinetorum*	0	100
4	То же	0	100
5	» »	0	100
6	» »	0	100
7	*P. aquilinum*	100	0
8	*P. pinetorum*	0	100
9	*P. aquilinum*	99	1
10	*P. pinetorum*	4	96
11	То же	1	99
12	» »	0	100
13	*P. aquilinum*	100	0
14	*P. pinetorum*	2	98
15	То же	1	99
16	*P. aquilinum*	99	11
17	*P. pinetorum*	0	100
Суммарное значение	*P. aquilinum* *P. pinetorum*	95.59 0.67	4.41 99.33

что они обладают значительно большей изменчивостью морфологических признаков. DA, при проведении которого в качестве группирующей переменной используется принадлежность к виду, показывает, что в этом случае корректно классифицируется 98.3 % анализируемых образцов (табл. 4), что является очень высоким результатом. Как видно из табл. 4, основной вклад в некорректно классифицируемые объекты вносит ЦП 2, что подтверждают данные, полученные с помощью PCA.

Анализ структурных коэффициентов, которые отражают корреляцию между исследуемыми признаками и выделенной канонической дискриминантной функцией, показывает, что наибольшую связь с канонической дискриминантной функцией имеют такие параметры, как N_{cs}, $L_l/2L_{1s}$, L_{cs}/L_{1s}, H, L_l, L_{cs} и L_{1s}/L_{2s} (табл. 5).

Стандартизированные коэффициенты канонической дискриминантной функции, которые отражают тот вклад, который вносит каждая переменная в значение дискриминантной функции, а также отражают последовательность включения параметров в анализ, демонстрируют несколько иные результаты. Как видно из табл. 5, наибольший вклад в значение дискриминантной функции вносят такие параметры, как N_{cs} и H, а несколько меньший — $L_l/2L_{1s}$, L_{cs}/L_{1s} и L_{1s}/L_{2s}, что совпадает с их сильной корреляцией с данной переменной. Вместе с тем сильно коррелирующие со значением дискриминантной функции параметры L_l и L_{cs} вообще не были включены в пошаговый дискриминантный анализ, что связано, вероятно, с их частичной избыточностью. В то же время такие параметры, как N_{1s} и L_r, слабо коррелирующие со значением дискриминантной функции, вносят существенный вклад в ее собственное значение. Анализ средних значений этих параметров в конкретных ЦП (табл. 2) показывает, что у *P. pinetorum* существует ЦП как четко отличающиеся от ЦП *P. aquilinum* по N_{1s} и L_r, так и не отличимые по этим параметрам. Таким образом, проведенный дискриминантный анализ показывает, что наиболее информативными параметрами при разграничении видов являются N_{cs}, H, $L_l/2L_{1s}$, L_{cs}/L_{1s} и L_{1s}/L_{2s}. Это в целом подтверждает выводы, сделанные в ходе сравнения средних значений исследуемых параметров.

Влияние экологических условий. Для того чтобы оценить влияние не только видовой принадлежности, но и экологических условий на морфологические при-

ТАБЛИЦА 5

Значения структурных коэффициентов и стандартизированных коэффициентов канонической дискриминантной функции

Параметры	Структурный коэффициент	Стандартизированный коэффициент канонической дискриминантной функции	Параметры	Структурный коэффициент	Стандартизированный коэффициент канонической дискриминантной функции
N_{cs}	0.693	0.699	N_h	0.286	0.137
L_l/L_{ls}	0.645	0.203	L_r/L_l	−0.283	—
$L_{cs}/2L_{1s}$	0.586	−0.238	W_{2s}	0.279	—
H	0.570	0.492	L_r	0.241	−0.345
L_l	0.560	—	L_p	0.218	—
L_{cs}	0.525	—	W_{1s}	−0.203	—
L_{1s}/L_{2s}	−0.524	−0.103	N_{1s}	−0.169	−0.459
L_{1s}/W_{1s}	0.472	0.132	L_{2s}/W_{2s}	0.113	0.260
L_{2s}	0.422	—	L_{1s}	0.090	—
$L_{cs}/2L_{2s}$	0.379	—	W_p	−0.030	—
L_p/W_p	0.348	0.184			

Примечание. «—» — признаки не были использованы при пошаговом включении.

ТАБЛИЦА 6

Результаты дисперсионного анализа (ANOVA)

Параметр	Критерий F		
	видовая принадлежность	экология	видовая принадлежность* экология
H	32.514***	1.379	0.0386
L_r	5.274*	1.295	0.153
L_l	41.326***	1.577	6.253*
L_{cs}	34.846***	1.301	5.603*
L_{1s}	1.579	1.545	0.377
W_{1s}	2.612	0.798	0.536
L_{2s}	18.638***	0.0927	2.218
W_{2s}	5.834*	0.2	0.461
N_{cs}	55.19***	0.109	1.954
N_{1s}	1.183	1.116	0.509
L_p	3.19	3.038	0.256
W_p	1.15	4.139	1.15
N_h	4.704*	10.673**	0.0981
L_r/L_l	31.719***	6.566*	6.972*
$L_l/2L_{1s}$	118.858***	0.0851	13.989**
$L_{cs}/2L_{2s}$	49.215***	3.561	10.31**
L_{1s}/W_{1s}	46.178***	0.0113	6.017*
L_{2s}/W_{2s}	4.229	2.039	0.683
L_{cs}/L_{1s}	74.554***	0.0464	8.697*
L_{1s}/L_{2s}	64.497***	9.47**	7.712*
L_p/W_p	10.711**	0.299	0.102

Примечание. Достоверность различий: *** — на 99.9%-м уровне значимости, ** — на 99%-м уровне, * — на 95%-м уровне.

знаки исследуемых ЦП, нами был проведен дисперсионный анализ (ANOVA). При этом все исследованные ЦП были разделены на 2 группы: произрастающие в условиях хорошей освещенности и произрастающие под более или менее густым пологом леса. Полученные данные представлены в табл. 6. Как видно из представленной таблицы, на подавляющее большинство исследуемых параметров оказывает влияние в первую очередь видовая принадлежность анализируемой ЦП. Исключение составляет лишь такой признак, как опушение ложного индузия (N_h), для которого влияние экологических условий было существенно более значимо, хотя оказывает влияние и фактор видовой принадлежности. Это еще раз подтверждает тот факт, что опушение ложного индузия не может использоваться в качестве одного из основных диагностических признаков. Характер местообитания оказывает влияние также на такие параметры, как L_{1s}/L_{2s} и L_r/L_l, хотя и не столь значимо по сравнению с факторами видовой принадлежности. В ряде случаев (параметры L_l, L_{cs}, L_r/L_l, $L_l/2L_{1s}$, $L_{cs}/2L_{2s}$, L_{1s}/W_{1s}, L_{cs}/L_{1s} и L_{1s}/L_{2s}) отмечено также взаимодействие между исследуемыми переменными.

Помимо общего анализа влияния характера освещенности на исследуемые ЦП для более детального исследования характера изменчивости изучаемых параметров в разных экологических условиях нами были сделаны 2 выборки (ЦП 7 и ЦП 9 у *P. aquilinum*, а также ЦП 8 и ЦП 10 у *P. pinetorum*) в пределах одной заросли, но в контрастных местообитаниях: под пологом леса и на его опушке (ЦП 10) или на вырубке (ЦП 9). Сравнение средних значений морфологических признаков лесных и опушечных ЦП у обоих видов орляков (табл. 2) показало, что ЦП 7 и ЦП 8, произрастающие в лесу, достоверно различаются по всем анализируемым признакам. В то же время при произрастании в открытых местообитаниях по параметрам 10 происходит конвергенция значений: полная — по L_l, L_{cs}, L_{2s}, $L_{cs}/2L_{2s}$, частичная — по H, N_{cs}, $L_r/_l$, $L_l/2L_{1s}$, L_{cs}/L_{1s}, L_{1s}/L_{2s}; 5 параметров характеризуются однонаправленной изменчивостью (N_{1s}, W_p, N_h, L_{1s}/W_{1s}, L_{2s}/W_{2s}) и лишь по 1 параметру (W_{1s}) наблюдается дивергенция значений. Кроме того, по L_r, L_{1s}, W_{2s}, L_p и L_p/W_p наблюдается ситуация, когда значения параметра меняются на противоположные (если в лесу у *P. aquilinum* значения параметра большие, то в освещенных местообитаниях большие значения данного параметра характерны, наоборот, для *P. pinetorum*, и наоборот). Все это приводит к тому, что в открытых местообитаниях виды конвергируют по комплексу морфологических признаков и отличить их друг от друга становится гораздо сложнее.

Подобная конвергенция, на наш взгляд, связана с особенностями формирования пластинки вайи у данных видов. У *P. aquilinum* имеется одна главная ось формирования пластинки, соответствующая рахису. В благоприятных условиях под пологом леса пластинка способна достаточно длительное время нарастать по этой оси, что приводит к формированию крупных и длинных вай. Недостаток влаги в период развертывания вай и меньшая влажность воздуха, которая наблюдается на открытых местообитаниях по сравнению с лесными, будет приводить к более раннему завершению роста пластинки и, как следствие, к ее меньшей длине. У *P. pinetorum* помимо оси рахиса формируются еще две дополнительные оси развертывания, соответствующие первой паре перьев первого порядка. В благоприятных почвенно-климатических условиях под пологом леса функционируют все 3 оси, что в конечном итоге приводит к формированию пластинки, имеющей вид треугольника с почти равными лопастями (ширина пластинки превышает ее длину, а длина первого бокового сегмента первого порядка примерно равняется длине участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки). На открытых местообитаниях, где наблюдается большая сухость воздуха, первыми прекращают рост боковые оси, отчего первая пара перьев не получает должного развития. В итоге формируются пластинки, имеющие эллиптическую форму. Таким образом, на открытых местообитаниях формируются растения, по комплексу морфологических признаков являющиеся как бы «переходными», между типичными *P. pinetorum* и *P. aquilinum*, произрастающими в лесу. Но необходимо учитывать тот факт, что у *P. aquilinum* это происходит за счет укорочения рахиса, а у *P. pinetorum* — за счет укорочения первой пары перьев первого порядка.

Заключение

На территории Республики Беларусь произрастают 2 вида орляков: *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill и *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, которые достоверно (на 99.9 %) различаются по средним значениям 9 морфологических параметров вегетативной сферы: H, L_l, L_{cs}, N_{cs}, $L_l/2L_{1s}$, $L_{cs}/2L_{2s}$, L_{1s}/W_{1s}, L_{cs}/L_{1s}, L_{1s}/L_{2s}.

Результаты многомерного анализа комплекса морфологических признаков подтверждают хорошую обособленность *P. pinetorum* и *P. aquilinum*, обитающих в сходных местообитаниях. Наиболее надежными для разграничения видов из изученных морфологических признаков являются: число дважды перистых пар сегментов первого порядка (N_{cs}), расстояние от самой высокой точки вайи до поверхности земли (H), длина пластинки (L_l), степень удлиненности пластинки ($L_l/2L_{1s}$), а также отношение длины участка пластинки от основания второй пары боковых сегментов первого порядка и до верхушки к длине первого бокового сегмента (L_{cs}/L_{1s}) и отношение длины первого бокового сегмента к длине второго бокового сегмента (L_{1s}/L_{2s}). Данные признаки являются видоспецифичными и влияние экологических условий на них невелико.

В экстремальных условиях в открытых местообитаниях формируются растения, по комплексу морфологических признаков являющиеся как бы «переходными» между типичными *P. pinetorum* и *P. aquilinum*, произрастающими в лесу. При этом у *P. aquilinum* происходит укорочение рахиса, а у *P. pinetorum* — укорочение первой пары перьев первого порядка.

Благодарности

Автор выражает благодарность Н. С. Ростовой (С.-Петербург) за оказанную помощь в проведении статистической обработки данных и обсуждении полученных результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тихомиров Вал. Н. Изменчивость морфологических признаков *Pteridium aquilinum* и *Pteridium pinetorum* в Беларуси // Актуальные проблемы изучения фито- и микобиоты: Сб. статей Междунар. науч.-практ. конф. 25—27 октября 2004, Минск. Минск, 2004. С. 116—118.

Цвелёв Н. Н. Род Орляк (*Pteridium*, *Hypolepidaceae*) в Восточной Европе и Северной Азии // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 6. С. 891—896.

Цвелёв Н. Н. Краткий конспект сосудистых споровых растений Восточной Европы // Новости систематики высших растений. 2005б. Т. 37. С. 7—32.

Karlsson T. Pteridium // Flora Nordica. Stockholm, 2000. Vol. 1. P. 43—47.

Page C. N., Mill N. N. Scottish Bracken (*Pteridium*): New Taxa and a New Combination // Bot. J. Scotl. 1995a. Vol. 47. N 1. P. 139—140.

Page C. N., Mill N. N. The Taxa of Scottish Bracken in a European Perspective // Bot. J. Scotl. 1995b. Vol. 47. N 2. P. 229—247.

Thomson J. A. Morphological and genomic diversity in the genus *Pteridium* (*Dennstaedtiaceae*) // Ann. Bot. 2000. Vol. 85 (Suppl. B). P. 77—99.

Thomson J. A. Towards a taxonomic revision of *Pteridium* (*Dennstaedtiaceae*) // Telopea. 2004. Vol. 10. N 4. P. 793—803.

Tryon R. M. A revision of the genus *Pteridium* // Rhodora. 1941. Vol. 43. P. 1—31, 37—67.

SUMMARY

Morphometric comparisons of 12 populations of *Pteridium pinetorum* C. N. Page et R. R. Mill. and 5 populations of *P. aquilinum* (L.) Kuhn support to their differentiation. The most constant diagnostic characters of *P. aquilinum* and *P. pinetorum* are revealed. In exposed habitats, *P. aquilinum* and *P. pinetorum* converge by a complex of morphological characters, to make more difficult their distinguishing from each other.

УДК 581.454:57.087.1 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 8

© А. А. Зорина, А. В. Коросов

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ИНДЕКСОВ АСИММЕТРИИ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА В КРОНЕ *BETULA PENDULA* (*BETULACEAE*)

A. A. ZORINA, A. V. KOROSOV. VARIABILITY OF ASYMMETRY MEASURES AND INDEXES OF LEAF CHARACTERS IN THE CROWN OF *BETULA PENDULA* (*BETULACEAE*)

Петрозаводский государственный университет
185910 Республика Карелия, Петрозаводск, ул. Ленина, 33
Тел./Факс (814-2) 76-38-64
E-mail: korosov@psu.karelia.ru

Поступила 11.03.2008
Окончательный вариант получен 16.10.2008

Изучена внутрииндивидуальная изменчивость флуктуирующей асимметрии 11 пластических признаков листа в пределах кроны березы повислой (*Betula pendula* Roth.) на о-ве Б. Климецкий (Республика Карелия). Показано, что лишь один из 6 методов количественной характеристики флуктуирующей асимметрии, использующий нормированное отклонение, адекватно оценивает дисперсию разностей исходных промеров между сторонами, подчиняется нормальному закону и позволяет проводить сравнение выборок с помощью точных параметрических критериев. Интегральные индексы и показатели асимметрии большинства изученных признаков листа не выявили значимых различий между нижней, средней и верхней частями кроны березы повислой. Выявлено влияние точности инструментов измерения на свойства показателей асимметрии.

Ключевые слова: береза повислая, флуктуирующая асимметрия, показатели асимметрии, интегральные индексы, статистические свойства, внутрииндивидуальная изменчивость.

Флуктуирующая асимметрия (незначительные случайные отличия в проявлении билатерально симметричных признаков биологического объекта) рассматривается как характеристика онтогенетического шума и стабильности развития организмов в определенных условиях существования (Astauroff, 1930; Ludwig, 1932; Valen, 1962; Захаров, 1987). Показатели асимметрии рекомендуется использовать в качестве индикаторов отклонения условий внешней среды от оптимальных (Методические.., 2003).

Многообразие существующих показателей и индексов флуктуирующей асимметрии (Palmer, Strobeck, 1986; Leung et al., 2000) создает проблемы в выборе нужного метода оценки и интерпретации получаемых на его основе результатов. В частности, распределения индексов асимметрии, как правило, не подчиняются нормальному закону и для их сравнения приходится использовать непараметрические методы статистики (Гелашвили и др., 2004), имеющие меньшую мощность, чем параметрические (Урбах, 1964). Здесь возникает задача изучить статистические характеристики известных показателей флуктуирующей асимметрии и наметить возможные пути решения этой проблемы.

Внедрение компьютерных технологий в практику биологических исследований позволяет оптимизировать рутинный процесс измерения пластических признаков. Ручной инструментарий (линейка, штангенциркуль) заменяется оцифровкой объектов с последующей обработкой в соответствующих прикладных программах (Гилева и др., 2007). Каким образом изменение технологии камеральной обработки сказывается на свойствах показателей асимметрии и выборе метода статистического анализа — это еще один вопрос, требующий ответа.

Сейчас количество публикаций, в которых показано изменение индексов асимметрии в ответ на повреждающие антропогенные воздействия, намного превышает число исследований по их фоновой изменчивости. Однако, не зная нормы, трудно говорить о патологии. В этой связи еще одной проблемой становится изучение естественного проявления флуктуирующей асимметрии, в том числе в пределах отдельного растения. Например, в одной из фундаментальных работ по внутрииндивидуальной изменчивости асимметрии табака (*Nicotiana tabacum* L.) показано, что при низкой стабильности развития организма флуктуирующая асимметрия двух признаков (ширина листовой пластинки и расстояние между первой и второй жилками второго порядка) максимальна в средней части побега (Sakai, Shimamoto, 1965). В умеренной полосе Европы в качестве тест-объекта в системе эколого-генетического мониторинга активно используется береза повислая (Kozlov et al., 1996; Методические.., 2003), для которой нормальная изменчивость показателя асимметрии листовой пластинки фактически не изучена.

Цель нашей работы состоит в оценке эффективности некоторых показателей и индексов флуктуирующей асимметрии пластических признаков на примере внутрииндивидуальной вертикальной изменчивости асимметрии листовой пластинки березы повислой (*Betula pendula* Roth.).

Материал и методика

Сбор материала (листья березы повислой с брахибластов западной части кроны деревьев) проводился на о-ве Б. Климецкий (Онежское озеро, Республика Карелия) во второй половине лета 2006 г. Выбирались одиночные деревья генеративного средневозрастного состояния (g_2) с конусовидным типом кроны, растущие на окраинах сенокосных лугов в условиях максимальной освещенности. При формировании выборок стремились охарактеризовать однородные условия произрастания деревьев, исключающие любые факторы внешней среды, существенно влияющие на асимметрию листьев, кроме их положения в кроне. Только в этом случае могла проявиться физиологическая причина асимметрии листьев (фоновая изменчивость). В контрастных условиях (в лесу) должна проявляться изменчивость, наведенная внешними факторами, что является предметом отдельного исследования. Собирали по 100 листьев с нижней (n_1), средней (n_2) и верхней (n_3) частей кроны с 5 деревьев ($д_1$—$д_5$). Далее с помощью сканера получали растровые изображения тыльной стороны листьев на фоне миллиметровой бумаги. В работе использовали данные только по пластическим признакам. Снимки экспортировали в среду MapInfo в планиметрической проекции в реальном масштабе 1 : 1, где выполняли промеры электронного изображения левой (L_{ij}) и правой (R_{ij}) половинок листа (Коросов, Коросов, 2006). Вначале строили линии, соответствующие стандартной схеме промеров (рис. 1), затем с помощью встроенной команды автоматически определяли длину каждой линии и экспортировали полученные данные в файл Excel. Для каждой листовой пластинки (i = 1, 2.., n — номер листа; n = 100) брали промеры 11 метрических билатеральных признаков (j = 1, 2.., m — номер признака; m = 11). Полуширина (L_{i1}, R_{i1}) измерялась посередине листовой пластинки. Для оценки методической ошибки 100 листьев средней части кроны (n_2) первого дерева ($д_1$) измеряли дважды в среде MapInfo и один раз — линейкой с ценой деления 0.5 мм. На электронном листе Excel результаты промеров одной выборки образовали матрицу данных размером $2m \cdot n$. Все расчеты выполняли в среде пакетов программ Excel и StatGraphics.

Использовались два способа формирования выборок объемом n = 100 листьев. В «индивидуальные» выборки (характеризующие отдельную особь) включали все

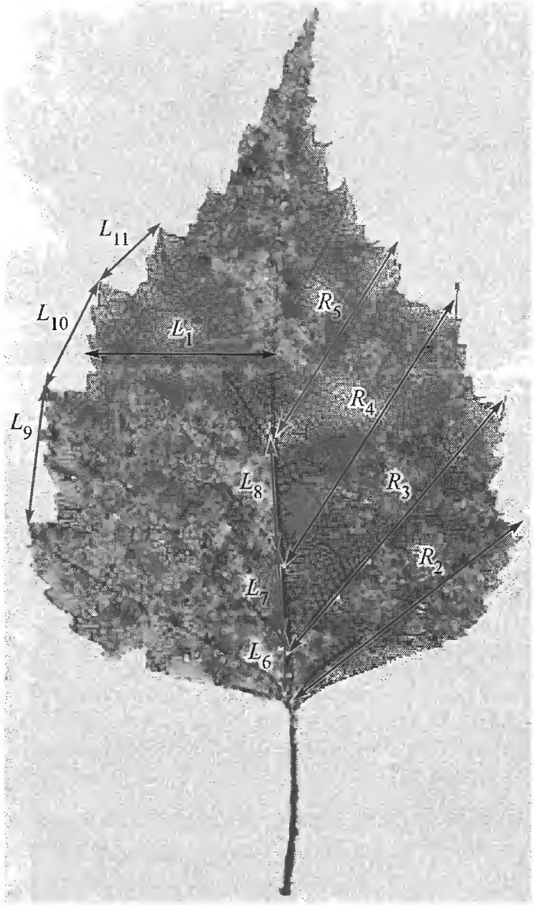


Рис. 1. Схемы промеров признаков на левой (L_j) и правой (R_j) сторонах листовой пластинки березы повислой.

$j = 1$ — ширина; 2, 3, 4, 5 — длина второй, третьей, четвертой и пятой жилок второго порядка; 6, 7, 8 — расстояние между основаниями жилок второго порядка; 9, 10, 11 — расстояние между концами этих жилок.

листья, собранные в определенной части кроны одного дерева. В «смешанные» выборки (призванные характеризовать внутрипопуляционную изменчивость) включали листья с 5 деревьев, отобранных из баз данных случайным образом, — по 20 шт. с каждого. Со статистической точки зрения, такой объем выборок позволяет обоснованно судить о характере распределения показателей. Величина внутрипопуляционной изменчивости показателей асимметрии листа призвана отобразить весь размах изменчивости, связанной как со случайными отличиями промеров одного листа, так и со случайными отличиями по асимметрии между отдельными деревьями. 5 деревьев, конечно, не могут в полной мере охарактеризовать проявления асимметрии в пределах популяции, но позволяют получить общее впечатление о характере этого явления, вместе с тем усилия по сбору материала не становятся чрезмерными. Выборки именно такого качества (объединяющие серии листьев с разных деревьев) рекомендуются в качестве стандарта для оценки уровня флуктуирующей асимметрии «локальной» популяции (Захаров, 2001), и наша задача состояла в том, чтобы исследовать их общие статистические свойства. Всего для трех частей кроны было подготовлено по 5 индивидуальных ($д_1$, .., $д_5$) и 5 смешанных

(s_1, .., s_5) совокупностей. Для описания асимметрии 11 признаков из трех частей крон 5 индивидуальных и 5 смешанных (рандомизированных) групп листьев получили 330 ($11 \cdot 3 \cdot 5 \cdot 2$) выборок по 100 билатеральных промеров.

Для 11 признаков каждой выборки вычислялись 6 показателей асимметрии и 5 интегральных индексов по всем признакам (табл. 1). Величина флуктуирующей асимметрии, входящей в состав общей фенотипической изменчивости, по определению достоверно от нуля не отличается, поэтому все оценки характеризуют ее изменчивость. Формулы четырех показателей $fa_{j(2)}$, $fa_{j(3)}$, $fa_{j(4)}$, $fa_{j(5)}$ и индексов FA_2, FA_3, FA_4, FA_5, представленные в литературе (Palmer, Strobeck, 1986; Zhivotovsky, 1992; Leung et al, 2000; Захаров, 2001; Гелашвили и др., 2004), используют различные преобразования для перевода промеров признаков в относительные величины. Формулы $fa_{j(6)}$ и FA_6, предлагаемые авторами настоящего сообщения (Коросов, Зорина, 2007), используют базовый способ унификации статистических данных с помощью нормированного отклонения $t = \dfrac{x - M}{S}$ (Hoel, 1947). Безразмерным показателем асимметрии выборки объектов выступает дисперсия разности нормированных отклонений билатеральных промеров $fa_{j(6)} = S^2_{(t_{L_{ij}} - t_{R_{ij}})}$; среднее значение $fa_{ij(6)}$ равно нулю. Такая унификация сохраняет различия в проявлении признака на левой и правой сторонах: для «симметричных» объектов (листьев) разница нормированных промеров $(t_{L_{ij}} - t_{R_{ij}})$ будет близка к нулю, для «асимметричных» отличия нормированных промеров останутся большими. Поскольку обобщенная характеристика различия между сторонами определяется как дисперсия, для выборки «более асимметричных» особей (с широким размахом варьирования) получим большее значение дисперсии, нежели для выборки «более симметричных» объек-

ТАБЛИЦА 1

Формулы расчета показателей и интегральных индексов флуктуирующей асимметрии

№	Показатели асимметрии			
	одной особи по одному признаку, fa_{ij}	выборки по одному признаку, fa_j	одной особи по всем признакам, fa_i	интегральный индекс, FA
1	$fa_{ij} = (L_{ij} - R_{ij})$	$fa_j = S^2_{fa_{ij}}$	—	—
2	$fa_{ij(2)} = \dfrac{\lvert L_{ij} - R_{ij}\rvert}{(L_{ij} + R_{ij})}$	$fa_{j(2)} = \dfrac{1}{n}\sum\limits_{i=1}^{n}\dfrac{\lvert L_{ij} - R_{ij}\rvert}{(L_{ij} + R_{ij})}$	$fa_{i(2)} = \dfrac{1}{m}\sum\limits_{j=1}^{m}\dfrac{\lvert L_{ij} - R_{ij}\rvert}{(L_{ij} + R_{ij})}$	$FA_{(2)} = \dfrac{1}{n}\sum\limits_{i=1}^{n} fa_i$
3	$fa_{ij} = \dfrac{\lvert L_{ij} - R_{ij}\rvert}{\dfrac{1}{N}\sum\limits_{i=1}^{N}\lvert L_{ij} - R_{ij}\rvert}$	$fa_j = \dfrac{1}{n}\sum\limits_{i=1}^{n} fa_{ij}$	$fa_i = \dfrac{1}{m}\sum\limits_{j=1}^{m}\dfrac{fa_{ij}}{\dfrac{1}{N}\sum\limits_{i=1}^{N} fa_{ij}}$	$FA = \dfrac{1}{n}\sum\limits_{i=1}^{n} fa_i$
4	$fa_{ij} = \log\left(\dfrac{L_{ij}}{R_{ij}}\right)$	$fa_j = S^2_{fa_{ij}} \cdot 100\%$	$fa_{ij} = \dfrac{1}{m}\sum\limits_{j=1}^{m}\log\left(\dfrac{L_{ij}}{R_{ij}}\right)$	$FA = S^2_{fa_i} \cdot 100\%$
5	$fa_{ij} = \dfrac{(L_{ij} - R_{ij})}{S_j}$	$fa_j = S^2_{fa_{ij}}$	$fa_{ij} = \dfrac{1}{m}\sum\limits_{j=1}^{m}\dfrac{(L_{ij} - R_{ij})}{S_j}$	$FA = S^2_{fa_i}$
6	$fa_{ij} = (t_{L_{ij}} - t_{R_{ij}})$ $t_{L_{ij}} = (L_{ij} - M_i) / S_j$ $t_{R_{ij}} = (R_{ij} - M_j) / S_j$	$fa_j = S^2_{fa_{ij}}$	$fa_i = \dfrac{1}{m}\sum\limits_{j=1}^{m}(t_{L_{ij}} - t_{R_{ij}})$	$FA = S^2_{fa_i}$

Примечание. M_j и S_j – средняя арифметическая и стандартное отклонение j-го билатерального признака, N – суммарный объем выборок, участвующих в сравнении (у нас $N = n_1 + n_2 + n_3 = 300$).

тов (когда распределение показателя $(t_{L_{ij}} - t_{R_{ij}})$ имеет узкое основание). При нормировании промеров листьев из любой части кроны использовались одни и те же значения средней величины конкретного признака (M_j) и стандартного отклонения (S_j), рассчитанные по данным промеров обеих сторон для листьев всех частей кроны 5 деревьев (объем выборки для одного признака составляет 3000 вариант). Прием, основанный на использовании постоянных значений M_j и S_j при нормировании промеров, позволяет сохранить исходную градацию величины признаков в сравниваемых группах. Вместо общих значений средней и стандартного отклонения можно брать значения, рассчитанные только для одного дерева или даже для отдельной части кроны дерева. Специальная проверка показала, что направленного изменения в результатах сравнительного анализа уровня асимметрии в выборках не наблюдается. При этом процедура вычисления констант значительно упрощается, т. е. выбор способа расчета обусловлен техническими удобствами.

С технической точки зрения, расчеты всех показателей и индексов выполнялись в несколько этапов. Сначала для каждой i-й особи по каждому j-му признаку вычисляется относительное отличие сторон fa_{ij}. Усредняя значения fa_{ij} (или вычисляя дисперсию), для всех особей выборки (в столбце) по каждому признаку получали свой показатель асимметрии fa_j. Усредняя значения fa_{ij} для всех признаков данной особи (в строке), получали интегральную оценку асимметрии fa_i для каждой особи. Усредняя индивидуальные оценки fa_i (или вычисляя дисперсию) по всей выборке особей (в столбце), получали интегральный индекс асимметрии FA для всех признаков всех особей.

Сравнение выборок выполняли с помощью непараметрических и параметрических критериев. Поскольку для показателей $fa_{j(2)}, fa_{j(3)}$ и индексов FA_2, FA_3 не выполняется нормальный закон и для них не разработаны специальные методы статистического анализа, сопоставление пары выборок листьев из двух частей крон проводилось только с помощью критерия U Уилкоксона—Манна—Уитни. Данный критерий позволяет обнаружить различия между двумя совокупностями в целом: как по центральной тенденции, так и по рассеянию вариант (Справочник.., 1990). Различия двух выборок по показателю асимметрии отдельного признака fa_j оценивались при сравнении двух распределений fa_{ij}; различия двух показателей FA оценивались при сравнении двух распределении fa_i. В этих трудоемких процедурах участвуют все 200 значений fa_{ij} или fa_i обеих выборок, которые совместно ранжируются и затем эти ранги участвуют в расчетах соответствующих сумм и их соотношений. Выборочные показатели $fa_{j(1)}, fa_{j(4)}, fa_{j(5)}, fa_{j(6)}$ и FA_4, FA_5, FA_6, являясь дисперсиями, сравнивались с помощью параметрического критерия Фишера, однако их также сопоставили и по критерию U Уилкоксона—Манна—Уитни. В пределах каждой из 10 совокупностей проводится 30 сравнений по одному показателю. Для всех 30 выборок и 10 признаков ($j = 6$ был исключен с подозрением на направленную асимметрию, см. ниже) было проведено 1800 сравнений по критерию Уилкоксона и 1200 сравнений по критерию Фишера. Проверка соответствия распределений нормальному закону выполнялась с использованием критериев Колмогорова—Смирнова и Шапиро—Уилкса, оценка значимости отклонений коэффициентов асимметрии и эксцесса от нуля — с помощью критерия Стьюдента (Урбах, 1964). Известно, что в случае нормального распределения нескольких выборок попарные сравнения их средних уровней должны выполняться в рамках дисперсионного анализа (корректно оценивающего случайную изменчивость) или методом Шеффе, а сравнения их дисперсий — например, методом Бартлетта (Справочник.., 1990). Однако на практике чаще выполняется сопоставление именно двух выборок (с фоновой и загрязненной территории), поэтому были рассмотрены техника и варианты интерпретации сравнений с помощью обычных критериев. Поскольку распределение далеко не всех показателей асимметрии соответствует нормальному закону, для оценки различий 3 выборок по всем показателям и индексам использовали непараметрический метод дисперсионного анализа, сравнивающий в целом распределения вариант нескольких совокупностей.

Результаты и обсуждение

Флуктуирующая асимметрия пластических признаков обнаруживается в форме нормального распределения величины разности промеров на двух сторонах объекта ($L_{ij} - R_{ij}$), при этом коэффициенты асимметрии, эксцесса и среднее значение равны нулю (Valen, 1962). Для 318 из 330 изученных индивидуальных и смешанных выборок распределение разности между промерами сторон 11 признаков листа достоверно не отличались от нормального закона; значимость асимметрии и эксцесса не выявлена, средние равны нулю. В то же время 12 выборок (3.6 %) по отдельным признакам не соответствуют требованиям, характерным для флуктуирующей асимметрии, — для них не равны нулю средняя ($j = 6$) или показатель эксцесса ($j = 1, 8, 11$; табл. 2).

Считается, что подобные признаки не подходят для описания стабильности развития, поскольку асимметричная изменчивость имеет генетическую компоненту (Valen, 1962; Palmer, Strobeck, 1986): ненулевая средняя величина отмечает присутствие направленной асимметрии, отрицательный эксцесс выявляет антисиммет-

ТАБЛИЦА 2

Уровень значимости отличия средней (M), асимметрии (A), эксцесса (E) от нуля и отличия распределения показателя $fa_{ij} = (L_{ij} - R_{ij})$ отдельных признаков листа березы повислой от нормального закона

Признак	Выборки	Часть кроны	Соответствие нормальному закону		$A = 0$	$E = 0$	$M = 0$
			λ Колмогорова—Смирнова	W Шапиро—Уилкса	t Стьюдента		
			Индивидуальные (∂) выборки				
1	∂_2	3	0.50	0.052	0.86	**0.004 (+)**	0.19
1	∂_4	1	0.54	**0.01**	0.09	0.31	0.17
2	∂_1	2	0.72	**0.04**	0.15	0.18	0.58
4	∂_2	2	0.10	**0.01**	0.10	0.29	0.82
6	∂_3	2	0.17	**0.009**	0.09	0.92	**0.03**
6	∂_4	2	0.99	0.92	0.53	0.40	**0.007**
8	∂_1	2	0.85	**0.03**	0.98	**0.02(−)**	0.62
8	∂_4	2	0.39	**0.02**	0.10	0.71	0.19
10	∂_3	2	0.14	**0.04**	0.15	0.23	0.28
11	∂_5	1	0.38	**0.02**	0.41	**0.04 (+)**	0.54
			Смешанные (s) выборки				
1	s_1	3	0.09	**0.006**	0.06	0.42	0.91
6	s_4	2	0.81	0.78	0.65	0.85	**0.03**

Примечание. (+) положительный и (−) отрицательный эксцесс. Жирным шрифтом выделены достоверные отличия для $\alpha = 0.05$; ∂_1, .., ∂_5 – первое, .., пятое дерево; s_1, s_4 – первая, четвертая смешанные выборки.

рию. Различные способы статистической корректировки показателя ($L_{ij} - R_{ij}$) не снимают проблему генетической обусловленности его изменчивости, поэтому предлагается подобные признаки удалять из анализа онтогенетического шума (Palmer, Strobeck, 1986).

Обнаруженные нами всего 3 случая изменения эксцесса у признаков 1, 8, 11 (табл. 2) не могут служить веским основанием для их отбраковки. Однако устойчивое отличие средних от нуля для разности ($L_{i6} - R_{i6}$) заставило исключить шестой промер из дальнейшего анализа. Еще 6 выборок не соответствовали нормальному закону по критерию *W* Шапиро—Уилкса, который, однако, не рекомендуется использовать для характеристики флуктуирующий асимметрии (Valen, 1962; Palmer, Strobeck, 1986) в силу избыточной чувствительности к отличиям распределений в областях низких частот. Таким образом, за исключением шестого промера, у остальных изученных билатеральных пластических признаков березы тип наблюдаемой асимметрии относится к флуктуирующей.

Ошибки измерений также сказываются на показателях асимметрии и могут служить причиной появления достоверных различий между выборками. Если доля ошибок измерения в общей дисперсии признака слишком велика, то такие признаки рекомендуется исключать из сравнительного анализа (Palmer, Strobeck, 1992). На долю ошибки измерения метрических и меристических признаков рыб приходится 10—22 % от изменчивости показателя асимметрии (Ames et al., 1979), у дентальных признаков мелких млекопитающих — до 11—25 % (Bader, 1965) и до 33—76 % у признаков пятнистости и длины крыльев у бабочек нимфалид (Mason et al., 1976). Для исследованных нами промеров листа березы повислой в среде MapInfo на ошибку измерения приходится 4.7—12.4 % от общей изменчивости показателя отличия сторон ($L_{ij} - R_{ij}$), что соответствует минимальному уровню ошибки промеров для признаков других организмов.

Метод измерения сказывается на характере распределения билатеральной разности ($L_{ij} - R_{ij}$). Если измерение проводится с высокой точностью 0.01 мм (в среде MapInfo), то нормальное распределение показателей сохраняется ($\alpha = 0.32$, критерий χ^2 Пирсона, рис. 2, *1*). Те же промеры, взятые линейкой с точностью 0.5 мм, создают ряд грубо округленных значений, разность которых ($L_{ij} - R_{ij}$) формирует несимметричное распределение, не соответствующее нормальному закону ($\alpha = 0.001$) (рис. 2, *2*). В дальнейшем анализе использованы только точные промеры.

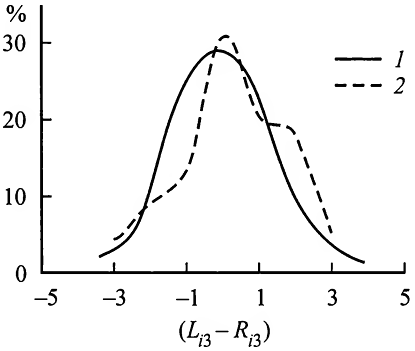


Рис. 2. Распределения показателя ($L_{i3} - R_{i3}$) асимметрии третьего признака листовой пластинки средней части кроны (n_2) первого дерева (∂_1) березы повислой, полученные разными методами измерения.

1 — промеры в среде MapInfo, *2* — линейкой.

Оценки асимметрии отдельных признаков

Простейшая оценка флуктуирующей асимметрии отдельного билатерального признака представляет собой дисперсию разности сторон $fa_{j(1)} = S^2_{(L_{ij}-R_{ij})}$ (Кожара, 1985; Palmer, Strobeck, 1992). К сожалению, дисперсия — величина именованная и не годится для составления интегрального индекса, учитывающего несколько признаков и показывающего уровень асимметрии объекта в целом. Для избавления показателей асимметрии от единиц измерения используются разнообразные приемы, которые сказываются на форме распределения показателей асимметрии fa_{ij} отдельных признаков (рис. 3) и на результатах статистического анализа. Эффективность этих преобразований проиллюстрирована нашими расчетами. Модуль разности $|L_{ij} - R_{ij}|$ превращает все отклонения билатеральных промеров в положительные и приводит их распределение к правосторонней асимметрии (рис. 3, *2, 3*).

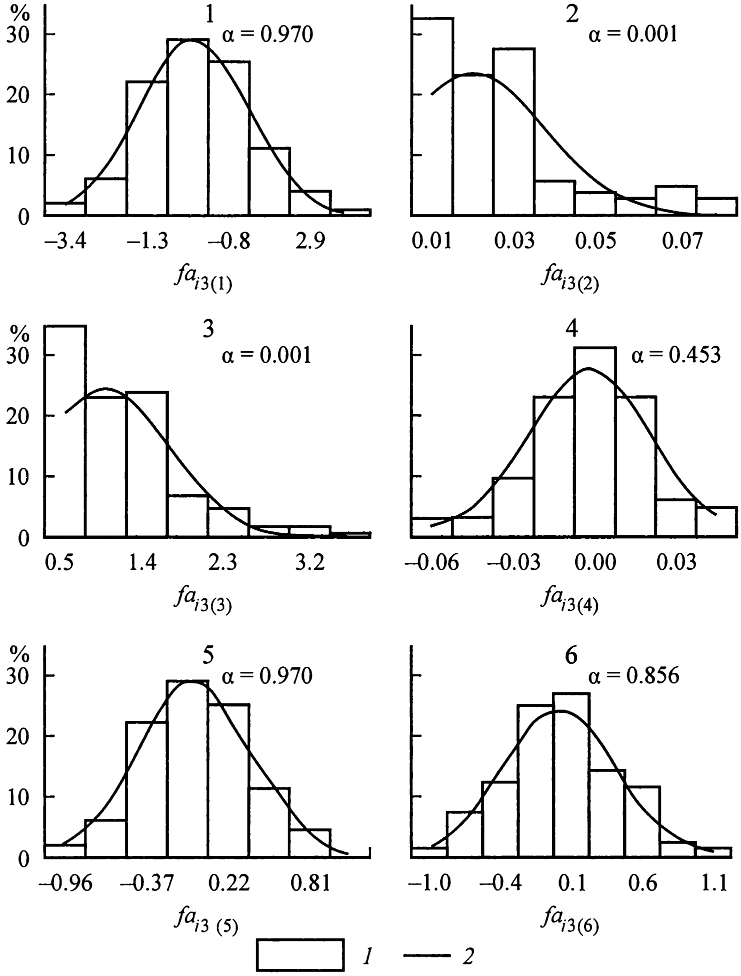


Рис. 3. Эмпирические частоты распределения 6 показателей флуктуирующей асимметрии третьего признака средней части кроны (n_2) первого дерева (∂_1) березы повислой (*1*) и кривые нормального распределения с теми же параметрами (*2*).

Указан уровень значимости соответствия нормальному закону по критерию *W* Шапиро—Уилкса.

Для преобразования абсолютной разности $|L_{ij} - R_{ij}|$ в разряд относительных показателей, выражающих пропорции ($fa_{ij(2)}$), применяется деление на сумму промеров $\frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{(L_{ij} + R_{ij})}$. Распределению подобных относительных индексов присуще нарушение симметрии (Шварц и др., 1968) и приближение к форме логнормального (Дэвис, 1977) (рис. 3, *2*). Для показателей 4—6 сохраняется изначально нормальное распределение разности промеров ($L_{ij} - R_{ij}$) (рис. 3, *4—6*). Первым следствием искажения (исходно нормальных) распределений показателями $fa_{ij(2)}$ и $fa_{ij(3)}$ является запрет на сравнение выборочных значений с помощью параметрических критериев.

С целью оценки внутрииндивидуальной изменчивости асимметрии листьев березы было выполнено по 3 сравнения выборок листьев из трех частей кроны для всех 10 индивидуальных и смешанных групп по 6 показателям асимметрии 10 признаков. Результаты анализа вначале предстали в виде набора оценок статистической значимости различий между показателями соответствующих частей кроны (в примере — для первой индивидуальной совокупности, табл. 3). В обобщающей таблице подсчитаны все случаи проявления значимых различий ($\alpha = 0.01$) между 6 показателями флуктуирующей асимметрии в разных частях кроны для всех выборок (табл. 4, 5).

Из 3000 выполненных сравнений значимые отличия были обнаружены в 11 % случаев (табл. 4). Рассмотрим возможные причины появления этих достоверных различий. Во-первых, в разных частях кроны действительно может существовать разный уровень флуктуирующей асимметрии признаков. Различия могут быть, во-вторых, связаны с нарушением условий применения критериев, или же, в-третьих, вызваны особенностями анализируемых показателей асимметрии.

Начнем с третьего варианта. Выяснить источники отличий выборок по показателям $fa_{ij(2)}$ и $fa_{ij(3)}$ и отсутствие таких источников для показателей $fa_{ij(1)}$ и $fa_{ij(6)}$ позволяет анализ формы выборочных распределений (рис. 3, *4*). Так, при сравнении средней и верхней частей кроны первого дерева по третьему признаку всего 9 уклоняющихся вариант обеспечили достоверные отличия выборок по показателю асимметрии $fa_{ij(2)}$ ($U = 3.35$, $\alpha = 0.001$), тогда для шестого показателя $fa_{j(6)}$, не нарушающего форму нормального распределения, существенных расхождений между этими же выборками не выявлено ($U = 0.021$, $\alpha = 0.980$; $F = 1.23$, $\alpha = 0.305$). Как видно на диаграмме (рис. 4, *2*), сравниваемые выборки отличаются не общим размахом варьирования, не смещением центров, а небольшими *ненаправленными* вариациями частот показателя $fa_{ij(6)}$ на скатах полигонов; критерии (U и F) оценивают их как случайные, компенсирующие друг друга. Например, в окрестности значения –0.5 частоты второй выборки превышают значения первой, а в области +0.3 частоты первой выборки превышают значения второй. Другую картину имеет характеристика $fa_{ij(2)}$ (рис. 4, *1*): все отличия частот по сторонам от центра этот показатель учитывает как *однонаправленные* (положительный знак им придает модуль) и суммирует. В результате этого в области фактически случайных вариаций вырастает «горб» (или возникает прогиб), отличающий выборочные распределения только на их «хвостах». Здесь возникает вопрос, можно ли считать положительным тот факт, что показатель $fa_{ij(2)}$ переносит незначительные различия между выборками на одну сторону распределения, таким образом их усиливая? Ответ может быть только отрицательным. Показатель флуктуирующей асимметрии должен регистрировать закономерные (т. е. массовые) ненаправленные отличия, которые должны проявляться одинаковым образом на обеих ветвях распределения — сужать или расширять его основание. Показатели же с асимметричным распределением (такие, как $fa_{ij(2)}$ и $fa_{ij(3)}$) регистрируют и усиливают отклонения на разных ветвях полигона частот, вызванные действием, скорее всего, редких случайных факторов (включая методи-

ТАБЛИЦА 3

Уровень значимости различий индивидуальных (∂_1) выборок между нижней (1), средней (2) и верхней (3) частями кроны березы повислой

Критерий	Показатель	Части кроны	Номер признака (*j*)									
			1	2	3	4	5	7	8	9	10	11
Уилкоксона—Манна—Уитни	$fa_{j(1)}$	1 и 2	0.87	0.05	0.51	0.05	0.020	0.05	0.93	0.86	0.42	0.11
		2 и 3	0.89	0.09	0.96	0.49	0.17	0.040	0.66	0.29	0.61	0.014
		1 и 3	0.75	0.65	0.62	0.14	0.09	0.67	0.40	0.37	0.70	0.45
	$fa_{j(2)}$	1 и 2	0.48	0.34	0.85	0.52	0.44	0.26	0.35	**0.001**	**0.001**	0.042
		2 и 3	**0.001**	0.39	**0.001**	**0.006**	0.90	**0.001**	**0.002**	0.014	0.59	**0.008**
		1 и 3	**0.002**	0.07	**0.001**	**0.004**	0.39	0.017	**0.010**	0.09	**0.001**	0.54
	$fa_{j(3)}$	1 и 2	0.024	**0.006**	0.21	0.49	0.04	0.84	0.87	**0.001**	**0.001**	0.023
		2 и 3	0.29	0.013	0.17	0.93	**0.001**	**0.001**	**0.001**	0.83	0.16	0.71
		1 и 3	0.24	**0.001**	0.74	0.51	**0.001**	**0.001**	**0.001**	**0.001**	**0.001**	0.038
	$fa_{j(4)}$	1 и 2	0.96	0.08	0.56	0.05	0.022	0.06	0.93	0.93	0.54	0.14
		2 и 3	0.90	0.07	0.86	0.48	0.06	0.042	0.56	0.35	0.49	0.023
		1 и 3	0.96	0.95	0.60	0.28	0.66	0.79	0.30	0.44	0.95	0.42
	$fa_{j(5)}$	1 и 2	0.90	0.12	0.57	0.06	0.018	0.041	0.89	0.93	0.35	0.12
		2 и 3	0.85	0.07	0.95	0.53	0.13	0.033	0.36	0.30	0.46	0.016
		1 и 3	0.74	0.94	0.60	0.17	0.14	0.80	0.31	0.36	0.81	0.46
	$fa_{j(6)}$	1 и 2	0.90	0.06	0.53	0.06	0.022	0.05	0.94	0.88	043	0.12
		2 и 3	0.91	0.10	0.98	0.50	0.17	0.04	0.68	0.30	0.61	0.017
		1 и 3	0.76	0.67	0.65	0.15	0.10	0.71	0.41	0.38	0.71	0.48
Фишера	$fa_{j(1)}$	1 и 2	0.029	0.17	0.17	0.10	0.08	0.31	0.51	**0.004**	**0.003**	0.017
		2 и 3	0.12	0.017	0.31	0.81	**0.003**	0.017	0.041	0.75	0.30	0.50
		1 и 3	0.52	**0.001**	0.74	0.06	**0.001**	**0.001**	**0.007**	**0.001**	**0.001**	0.09
	$fa_{j(4)}$	1 и 2	0.29	1.00	0.95	0.41	0.18	0.49	0.87	**0.008**	0.016	0.023
		2 и 3	**0.001**	0.55	**0.004**	**0.006**	0.05	0.07	0.26	0.13	0.66	**0.002**
		1 и 3	**0.001**	0.56	**0.005**	0.05	0.55	0.013	0.33	0.24	0.05	0.42
	$fa_{j(5)}$	1 и 2	0.06	**0.001**	0.38	0.06	0.040	0.07	0.18	0.013	**0.001**	0.014
		2 и 3	0.35	0.46	0.06	0.36	0.037	0.46	0.51	0.32	0.55	0.56
		1 и 3	0.32	**0.009**	**0.006**	0.34	**0.001**	0.011	0.48	0.13	**0.001**	0.06
	$fa_{j(6)}$	1 и 2	0.029	0.17	0.17	0.10	0.08	0.31	0.51	**0.004**	**0.003**	0.017
		2 и 3	0.12	0.017	0.31	0.81	**0.003**	0.017	0.041	0.75	0.30	0.50
		1 и 3	0.52	**0.001**	0.74	0.06	**0.001**	**0.001**	**0.007**	**0.001**	**0.001**	0.09
Непараметрический метод дисперсионного анализа	$fa_{j(1)}$		0.18	0.04	0.15	0.05	0.02	0.07	0.13	0.09	0.11	0.04
	$fa_{j(2)}$		**0.001**	0.02	**0.001**	**0.003**	0.04	**0.002**	**0.002**	**0.001**	**0.000**	**0.007**
	$fa_{j(3)}$		0.22	**0.001**	0.35	0.24	**0.001**	**0.009**	**0.001**	**0.001**	**0.001**	0.15
	$fa_{j(4)}$		0.06	0.02	0.04	0.02	0.011	0.02	0.04	0.04	0.04	0.012
	$fa_{j(5)}$		0.08	0.03	0.06	0.03	0.012	0.02	0.06	0.05	0.05	0.02
	$fa_{j(6)}$		0.09	0.02	0.06	0.03	0.011	0.03	0.08	0.05	0.06	0.02

Примечание. Здесь и в табл. 4, 6 жирным шрифтом выделены достоверные отличия для $\alpha = 0.01$. Для случаев, когда уровень значимости был высоким $\alpha \leq 0.001$, в таблицах записано $\alpha = 0.001$.

ческие огрехи). Стоило нам убрать из выборки объемом в 100 листьев ($n = 100$) 9 уклоняющихся от центра вариант, как различия между сравниваемыми выборками (n_2 и n_3) по показателю $fa_{ij(2)}$ стали незначимыми.

Очевидно, что при нарушении онтогенеза и усилении флуктуирующей асимметрии показатели $fa_{ij(2)}$ и $fa_{ij(3)}$ зарегистрируют это явление. Однако верно и то, что для больших выборок изучаемых объектов эти показатели будут редкие случайные отклонения «выдавать» за существенные — в этом состоит второе следствие нарушения исходного нормального распределения билатеральной разности ($L_{ij} - R_{ij}$). Наш анализ показывает, что при выяснении природы различия между выборками не следует использовать показатели с асимметричным распределением.

В отношении показателей $fa_{j(1)}$, $fa_{j(4)}$, $fa_{j(5)}$ и $fa_{j(6)}$ следует, в свою очередь, отметить, что к появлению значимых различий может вести умеренное отклонение от нормального закона. Так, при анализе показателя $fa_{ij(1)}$ выяснилось, что от 0 до 60 (в среднем 14 %) выборок из разных частей крон достоверно отличаются по критерию Фишера и от 0 до 40 (в среднем 8 %) по критерию Уилкоксона—Манна—Уитни (табл. 4). Означает ли это существование реальных различий между частями кроны? Для ответа на этот вопрос были сформированы искусственные выборки значений разности fa_{ij} по обращенной формуле нормированного отклонения: $d_i = t_i \cdot S + M$. В формулу введены реальные параметры (средняя M и дисперсия S) разности промеров ($L_{ij} - R_{ij}$) (для листьев из нижней части кроны четвертого дерева), а также датчик случайных чисел, имеющих приблизительно нормальное рас-

ТАБЛИЦА 4

Доля (%) случаев обнаружения достоверных отличий (α = 0.01) при сравнении выборок нижней (1), средней (2) и верхней (3) частей кроны березы повислой отдельно по каждому из 10 признаков по 6 показателям асимметрии

Показатель	Критерий	Части кроны	Номер признака (j)										В среднем по показателю
			1	2	3	4	5	7	8	9	10	11	
$fa_{j(1)}$	Фишера	1 и 2	0	0	0	0	10	10	0	20	10	10	6
		2 и 3	20	0	0	10	**30**	0	0	20	**50**	0	13
		1 и 3	**40**	20	0	**30**	**60**	**30**	10	20	**30**	0	**24**
		Итого	20	7	0	13	**33**	13	3	20	**30**	3	14
	Уилкоксона	1 и 2	10	10	0	0	0	0	0	0	0	**20**	5
		2 и 3	10	**20**	**20**	**40**	10	0	10	10	0	0	12
		1 и 3	**20**	0	10	**20**	10	10	10	0	0	0	8
		Итого	13	10	10	**20**	7	3	10	3	0	7	8
$fa_{j(2)}$	»	1 и 2	0	10	0	10	**40**	**20**	10	**20**	**20**	10	14
		2 и 3	10	10	10	**30**	**20**	**20**	**20**	0	0	10	13
		1 и 3	10	0	**20**	**20**	10	10	**30**	0	**20**	0	12
		Итого	7	7	10	**20**	**23**	**17**	**20**	7	13	7	13
$fa_{j(3)}$	»	1 и 2	0	**20**	0	0	10	10	0	**20**	**20**	10	9
		2 и 3	**40**	**20**	0	**20**	**50**	**40**	**20**	0	**20**	10	**22**
		1 и 3	**50**	**60**	0	**40**	**70**	**30**	10	10	**30**	**20**	**32**
		Итого	**30**	**33**	0	**20**	**43**	**27**	10	10	**23**	13	**21**
$fa_{j(4)}$	Фишера	1 и 2	0	0	0	0	10	10	0	10	0	0	3
		2 и 3	10	0	10	10	0	0	0	0	0	10	4
		1 и 3	10	0	10	0	0	10	0	0	0	0	3
		Итого	7	0	7	3	3	7	0	3	0	3	3
	Уилкоксона	1 и 2	10	10	0	0	0	0	10	0	0	**20**	5
		2 и 3	**20**	**20**	**20**	**20**	10	0	10	0	0	0	10
		1 и 3	**20**	0	10	**20**	10	10	10	0	0	0	8
		Итого	**17**	10	10	13	7	3	10	0	0	7	8

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Показатель	Критерий	Части кроны	Номер признака (j)										В среднем по показателю
			1	2	3	4	5	7	8	9	10	11	
$fa_{j(5)}$	Фишера	1 и 2	10	**30**	**30**	10	10	10	0	10	20	10	14
		2 и 3	20	0	0	0	10	0	20	0	10	0	6
		1 и 3	**40**	**50**	**50**	0	**30**	10	**30**	10	20	10	**25**
		Итого	**23**	**27**	**27**	3	17	7	17	7	17	7	15
	Уилкоксона	1 и 2	10	10	0	0	0	0	10	0	0	**20**	5
		2 и 3	10	**20**	10	**40**	10	0	10	10	0	0	11
		1 и 3	**20**	0	10	**20**	10	10	10	0	0	0	8
		Итого	13	10	7	**20**	7	3	10	3	0	7	8
$fa_{j(6)}$	Фишера	1 и 2	0	0	0	0	10	10	0	20	10	10	6
		2 и 3	20	0	0	10	30	0	0	20	**50**	0	13
		1 и 3	**40**	20	0	**30**	**60**	**30**	10	20	**30**	0	**24**
		Итого	20	7	0	13	**33**	13	3	20	**30**	3	14
	Уилкоксона	1 и 2	10	10	0	0	0	0	10	0	0	**20**	5
		2 и 3	10	**20**	10	**40**	10	0	10	10	0	0	11
		1 и 3	**20**	0	10	**20**	10	10	10	0	0	0	8
		Итого	13	10	7	**20**	7	3	10	3	0	7	8
В среднем по признаку		1 и 2	5	10	3	2	9	7	5	10	8	13	7
		2 и 3	17	11	8	**22**	18	6	10	7	13	3	12
		1 и 3	**27**	15	12	20	**27**	16	13	6	13	3	15
		Итого	16	12	8	15	18	10	9	8	11	6	11

пределение $t_i = \sum^{24} r(0.1) - 12$, где $r(0.1)$ — датчик случайных чисел, имеющих равномерное распределение на интервале 0...1 (Нивергельт и др., 1977). Особенность датчика t состоит в том, что он неточно воспроизводит нормальное распределение. В силу этого полученные искусственные выборки случайно отличались друг от друга, подобно тому как случайно отличаются от нормального распределения изучаемые эмпирические совокупности. Всего построили по 10 искусственных выборок для каждого признака. Для них определили дисперсию (показатель асим-

ТАБЛИЦА 5

Доля (%) случаев обнаружения достоверных отличий ($\alpha = 0.01$) при сравнении выборок трех частей кроны березы повислой непараметрическим методом дисперсионного анализа

Показатель	Номер признака										В среднем по показателю	*FA*
	1	2	3	4	5	7	8	9	10	11		
$fa_{j(1)}$	20	20	10	30	10	0	0	0	0	10	9	
$fa_{j(2)}$	10	20	20	40	50	30	50	30	30	30	31	30
$fa_{j(3)}$	40	50	0	10	50	20	20	10	30	0	23	100
$fa_{j(4)}$	50	30	40	50	10	10	40	10	0	20	26	20
$fa_{j(5)}$	30	20	20	40	10	0	20	20	0	10	17	30
$fa_{j(6)}$	20	20	10	30	10	0	20	20	0	10	14	20

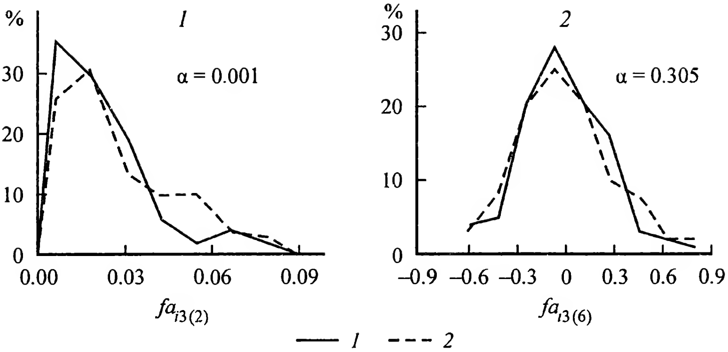


Рис. 4. Сравнение распределений показателей флуктуирующей асимметрии $fa_{i3(2)}$ и $fa_{i3(6)}$ (для третьего признака) в средней (*1*) и верхней (*2*) частях кроны первого дерева березы повислой.

Указан уровень значимости (α) сравнения по критерию Уилкоксона (*1*) и критерию Фишера (*2*).

метрии $fa_{j(1)} = S^2_{(L_{ij}-R_{ij})}$) и сопоставили друг с другом по критерию Фишера. Оказалось, что при разных наборах случайных чисел около 10 % (от 2 до 20) выборок имеют значения дисперсии, достоверно отличающиеся от большинства остальных. Попарное сравнение распределений $fa_{ij(1)} = (L_{ij} - R_{ij})$ показало, что от 0 до 14 (в среднем 6 %) выборок отличаются по критерию Уилкоксона—Манна—Уитни. Иными словами, случайное искажение нормальной формы выборочных распределений способно вызвать достоверное различие между сравниваемыми дисперсиями в 20 % случаев по критерию Фишера и в 14 % по критерию Уилкоксона—Манна—Уитни.

В указанный диапазон укладывается большинство результатов сравнения выборок из разных частей крон, представленных в табл. 4, т. е. по большей части причиной обнаруженных отличий оказывается случайное искажение нормального распределения показателей fa_{ij}. В то же время если число достоверных отличий этих показателей превышает найденный порог, то можно быть уверенным в том, что они связаны с природным явлением — реальным повышением асимметрии объекта.

Такие тенденции обнаружены на нашем материале. Судя по значениям $fa_{j(1)}$ и $fa_{j(6)}$, уровень флуктуирующей асимметрии у листьев из верхней части кроны ниже, чем из нижней для признаков 5 и 7 (рис. 5), доля достоверных различий составляет соответственно 60 и 30 % (табл. 4). Чем выше находятся листья, тем они в среднем мельче (вследствие адаптивной модификации в условиях сильной освещенности), тем меньше их общая изменчивость и уровень флуктуирующей асимметрии. К похожим выводам можно прийти, используя показатель $fa_{j(3)}$, который несколько усиливает отмеченную тенденцию (для него доля достоверных различий составляет 21 % по критерию Уилкоксона против 14 % по точному параметрическому критерию Фишера у показателя $fa_{j(1)}$).

Остальные показатели асимметрии указывают на тенденцию увеличения асимметрии большинства признаков в верхней части кроны. Это совершенно противоречит реальным наблюдениям, выраженным размерным показателем $fa_{j(1)}$. Правда, степень выраженности этой тенденции по разным индексам варьирует. Показатели флуктуирующей асимметрии, имеющие нормирование на величину признака ($fa_{j(2)}$, $fa_{j(4)}$), дают близкие результаты: доля значимых различий между выборками очень низка (соответственно 13.8 %), что соответствует отсутствию различий между частями кроны по уровню асимметрии (рис. 5). Пятый показатель, использующий нормирование на величину изменчивости признака ($fa_{j(5)}$), свидетельствует о явном увеличении асимметрии в верхней части кроны. Имея возможность сравнить все

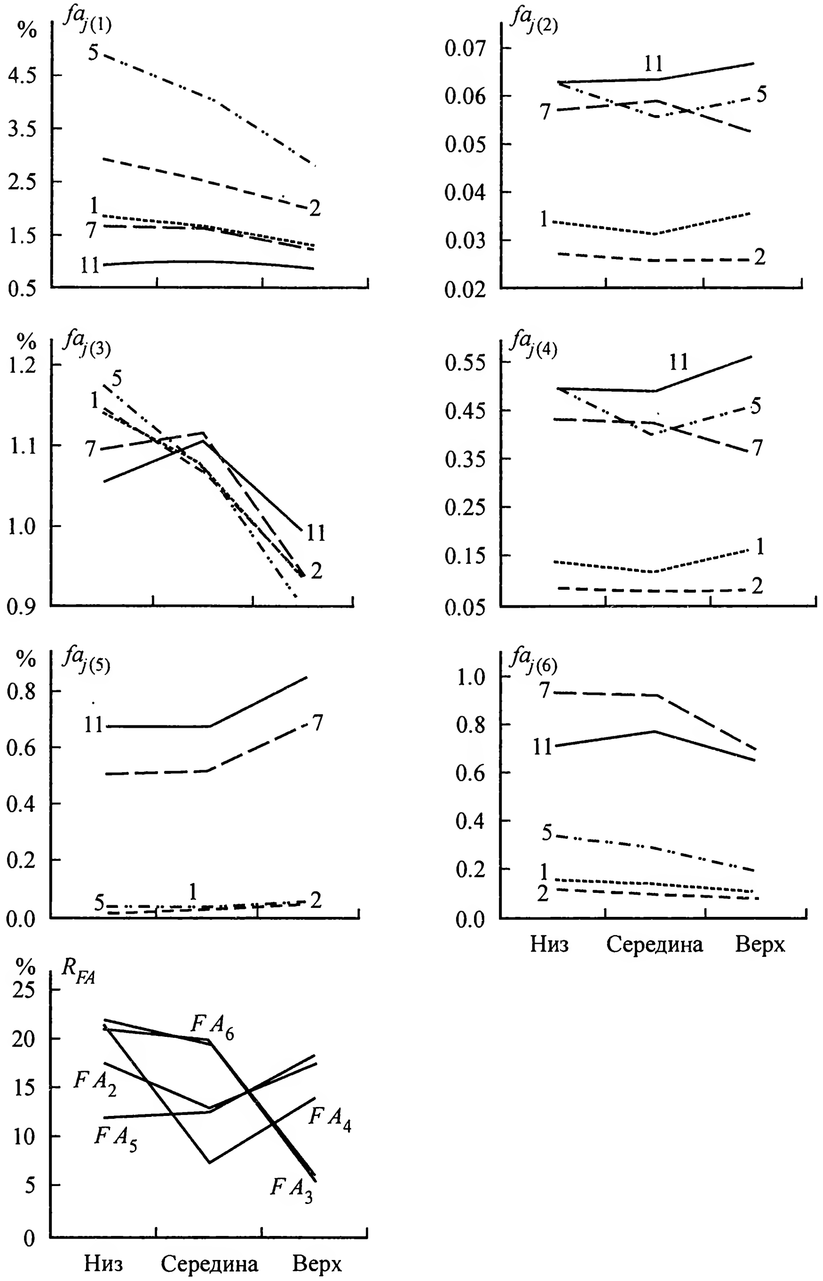


Рис. 5. Внутрииндивидуальные отличия 6 показателей асимметрии 5 (j = 1, 2, 5, 7, 11) признаков листа березы повислой и комплекса из 10 признаков, оцененные по 5 интегральным индексам.

показатели флуктуирующей асимметрии, так или иначе нормирующие исходные промеры ($fa_{j(2)}, fa_{j(3)}, fa_{j(4)}, fa_{j(5)}, fa_{j(6)}$) с показателем, рассчитанным для исходных промеров ($fa_{j(1)}$), можем заключить, что сходную работоспособность имеют лишь 2 показателя — шестой $fa_{j(6)}$ и (более чувствительный) третий $fa_{j(3)}$.

Оценки асимметрии комплекса признаков

Считается, что флуктуирующую асимметрию целого объекта более полно характеризуют интегральные индексы, а их сравнение позволяет делать более надежные выводы, чем при анализе отдельных признаков (Developmental.., 2003).

ТАБЛИЦА 6

Интегральные индексы флуктуирующей асимметрии *FA* нижней (1), средней (2) и верхней (3) частей кроны березы повислой и доля случаев обнаружения соответствия распределений $fa_{i(2)}$, $fa_{i(3)}$, $fa_{i(4)}$, $fa_{i(5)}$, $fa_{i(6)}$ нормальному закону по критерию *W* Шапиро—Уилкса (для $\alpha = 0.01$)

Выборка	Часть кроны	FA_2	FA_3	FA_4	FA_5	FA_6
$д_1$	1	0.046	1.16	0.047	0.097	0.093
	2	0.041	0.96	0.028	0.057	0.052
	3	0.045	0.88	0.044	0.066	0.049
$д_2$	1	0.049	0.99	0.043	0.079	0.049
	2	0.051	1.09	0.050	0.122	0.066
	3	0.052	0.93	0.039	0.092	0.042
$д_3$	1	0.043	0.95	0.039	0.076	0.049
	2	0.046	1.10	0.033	0.095	0.056
	3	0.044	0.95	0.029	0.085	0.040
$д_4$	1	0.042	1.06	0.040	0.085	0.049
	2	0.041	1.02	0.026	0.069	0.038
	3	0.042	0.93	0.031	0.075	0.034
$д_5$	1	0.049	1.07	0.042	0.080	0.042
	2	0.048	1.05	0.044	0.076	0.067
	3	0.052	0.88	0.047	0.066	0.038
s_1	1	0.047	1.08	0.047	0.057	0.060
	2	0.043	1.02	0.032	0.053	0.050
	3	0.046	0.91	0.036	0.064	0.038
s_2	1	0.049	1.08	0.054	0.058	0.066
	2	0.045	1.00	0.032	0.048	0.047
	3	0.048	0.92	0.037	0.057	0.041
s_3	1	0.046	1.07	0.035	0.055	0.052
	2	0.046	1.07	0.039	0.080	0.059
	3	0.045	0.87	0.033	0.061	0.037
s_4	1	0.046	1.04	0.052	0.049	0.053
	2	0.046	1.04	0.031	0.056	0.047
	3	0.048	0.92	0.040	0.067	0.037
s_5	1	0.045	1.04	0.042	0.059	0.056
	2	0.045	1.06	0.031	0.068	0.053
	3	0.047	0.90	0.039	0.055	0.042
Соответствие распределений fa_i нормальному закону	Количество выборок	24	19	9	0	0
	Доля, %	**80**	**63**	**30**	0	0

Рассчитанные по нашим данным интегральные показатели асимметрии *FA* арифметически превышают ноль (табл. 6). Для оценки значимости интегральных различий выборок из нижней, средней и верхней частей кроны деревьев сравнивали выборки значений fa_i. Для одних индексов ($fa_{i(3)}$) отличия между выборками в большинстве случаев (63 %) оказались значимыми, для других доля достоверных отличий была существенно меньше (табл. 7).

Вскрыть причины различной работоспособности индексов позволяет сравнительный анализ распределений показателей асимметрии для отдельных признаков,

ТАБЛИЦА 7

Уровень значимости отличия выборок 5 интегральных индексов асимметрии листа березы повислой из нижней (1), средней (2) и верхней (3) частей кроны

Выборка		Части кроны	α для критерия							
			U Уилкоксона					*F* Фишера		
			$fa_{i(2)}$	$fa_{i(3)}$	$fa_{i(4)}$	$fa_{i(5)}$	$fa_{i(6)}$	$fa_{i(4)}$	$fa_{i(5)}$	$fa_{i(6)}$
Индивидуальные	∂_1	1 и 2	**0.003**	**0.001**	0.78	0.50	0.45	0.011	**0.009**	**0.005**
		2 и 3	0.05	**0.007**	0.91	0.47	0.59	0.021	0.45	0.71
		1 и 3	0.29	**0.001**	0.74	0.92	0.72	0.80	0.06	**0.001**
	∂_2	1 и 2	0.19	0.025	0.30	0.55	0.35	0.44	0.03	0.14
		2 и 3	0.92	**0.001**	0.030	**0.002**	**0.006**	0.21	0.15	0.03
		1 и 3	0.11	0.027	**0.001**	**0.001**	**0.001**	0.62	0.47	0.45
	∂_3	1 и 2	0.040	**0.001**	0.08	0.33	0.23	0.46	0.27	0.53
		2 и 3	0.07	**0.001**	0.26	0.20	0.22	0.46	0.62	0.08
		1 и 3	0.94	0.64	**0.005**	0.012	0.011	0.14	0.55	0.27
	∂_4	1 и 2	0.82	0.73	0.47	0.32	0.34	0.035	0.31	0.21
		2 и 3	0.54	**0.003**	0.39	0.71	0.88	0.43	0.71	0.65
		1 и 3	0.42	**0.005**	0.16	0.22	0.25	0.18	0.52	0.09
	∂_5	1 и 2	0.95	0.62	0.46	0.56	0.29	0.81	0.79	0.02
		2 и 3	0.020	**0.001**	0.038	0.07	0.06	0.80	0.51	**0.006**
		1 и 3	0.027	**0.001**	0.10	0.34	0.38	0.62	0.35	0.67
Смешанные	s_1	1 и 2	0.39	0.40	0.59	0.91	0.70	0.07	0.68	0.38
		2 и 3	0.15	**0.002**	0.16	0.23	0.18	0.59	0.32	0.17
		1 и 3	0.56	**0.001**	0.49	0.16	0.37	0.19	0.56	0.02
	s_2	1 и 2	0.06	0.027	0.18	0.06	0.06	0.012	0.33	0.10
		2 и 3	0.025	0.044	**0.007**	**0.001**	**0.002**	0.50	0.37	0.47
		1 и 3	0.87	**0.001**	0.23	0.20	0.43	0.07	0.93	0.02
	s_3	1 и 2	0.37	0.37	0.39	0.75	0.71	0.58	0.06	0.51
		2 и 3	0.42	**0.001**	0.99	0.50	0.43	0.36	0.16	0.02
		1 и 3	0.98	**0.001**	0.42	0.31	0.25	0.72	0.64	0.10
	s_4	1 и 2	0.39	0.72	0.48	0.64	0.65	0.011	0.54	0.57
		2 и 3	0.31	**0.001**	0.76	0.82	0.57	0.20	0.35	0.24
		1 и 3	0.09	**0.008**	0.68	0.92	0.84	0.20	0.12	0.08
	s_5	1 и 2	0.83	0.88	0.79	0.70	0.79	0.13	0.52	0.80
		2 и 3	0.12	**0.001**	0.65	0.78	0.90	0.21	0.28	0.23
		1 и 3	0.17	**0.001**	0.66	0.51	0.75	0.79	0.67	0.14
Всего достоверных отличий		Количество	1	**19**	3	3	3	0	1	3
		Доля (%)	3	**69**	10	10	10	0	3	10

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные отличия для α = 0.01.

объединенных в интегральные индексы. Как отмечалось выше, для выполнения процедуры объединения признаков осуществляется то или иное нормирование показателей асимметрии отдельных признаков. Полученные безразмерные величины, как считается, можно усреднять (для каждого объекта), получая интегральный индекс.

Однако даже простое сопоставление формы распределений показателей асимметрии отдельных признаков (fa_{ij}) листа (рис. 6) отчетливо показывает, что этот метод расчета не приемлем для оценок асимметрии $fa_{ij(2)}$, $fa_{ij(3)}$ и $fa_{ij(5)}$. Показатель $fa_{ij(3)}$ имеет резко асимметричную форму распределения, связанную с неоправданным усилением случайных различий частот на скатах исходно нормального распределения показателя $fa_{ij(1)}$. Объединение частных распределений в индекс $fa_{i(3)}$ и FA_3 формируется наложением случайных отличий по асимметрии каждого признака, что

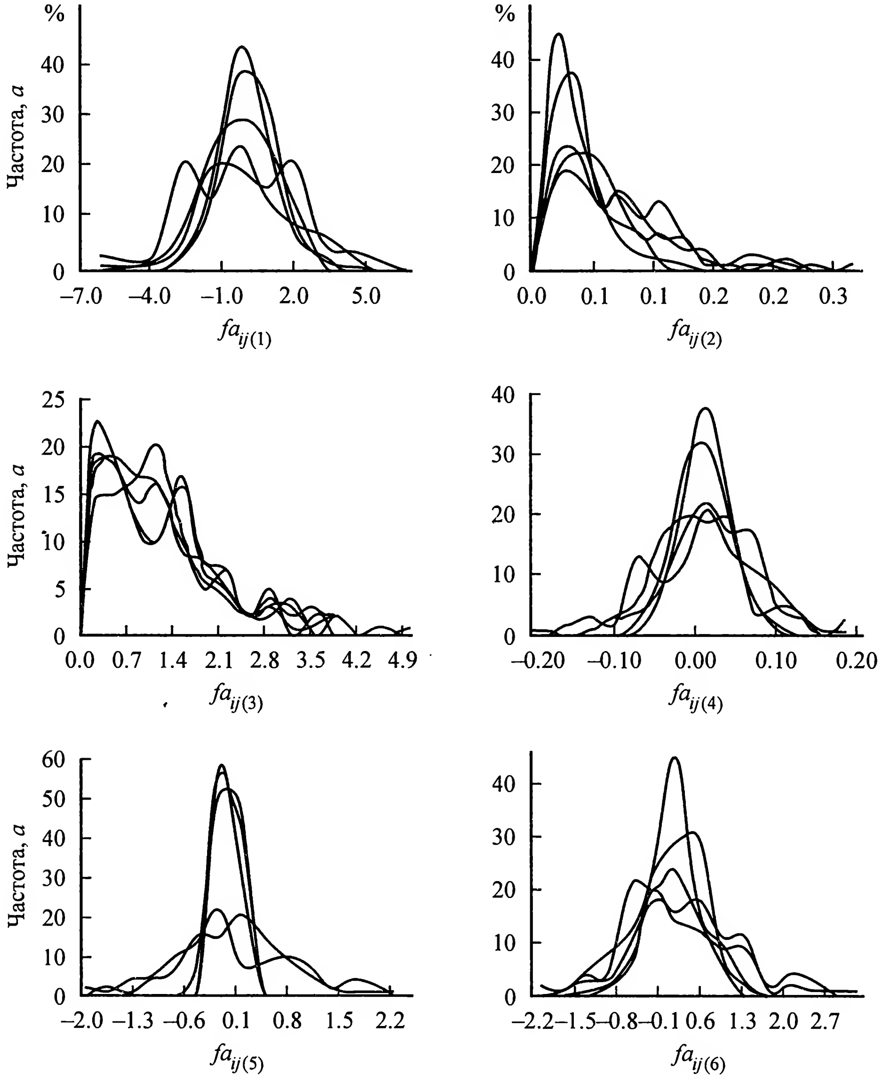


Рис. 6. Распределение показателей асимметрии fa_{ij} 5 признаков листа березы повислой (j = 1, 2, 5, 7, 11), входящих в состав интегральных индексов fa_j и FA.

в результате обеспечивает достоверные отличия между сравниваемыми выборками (у нас — 63 % случаев, табл. 7). Следует также не забывать, что для асимметричных распределений наиболее представительной статистической характеристикой является не средняя, а медиана. Показатель $fa_{ij(5)}$ также плохо подготовлен для интеграции, поскольку диапазоны изменчивости разных признаков отличаются в несколько раз (рис. 6). Однако это связано не с отличием в уровне флуктуирующей асимметрии (судя по диаграмме $fa_{ij(1)}$, изменчивость всех признаков примерно одинакова), но с уровнем дисперсии исходного признака, которая, в свою очередь, зависит от величины данного промера. После усреднения признаки с максимальной дисперсией показателя $fa_{ij(5)}$ будут доминировать в величине интегрального показателя асимметрии, и он будет характеризовать не уровень асимметрии объекта исследования, а в большей мере долю промеров с относительно более высокой общей изменчивостью. Для индексов $fa_{i(2)}$ и FA_2 характерны недочеты третьего и пятого показателей. Рассмотренные причины делают индексы $fa_{i(2)}$, $fa_{i(3)}$, $fa_{i(5)}$ и FA_2, FA_3, FA_5 ненадежными характеристиками флуктуирующей асимметрии (табл. 8). Процедура нормирования, лежащая в основе вычисления интегрального индекса FA_6, сохраняет исходно нормальное распределение разницы сторон (рис. 6). Чем больше признаков объекта исследования имеет массовые проявления ненаправленной асимметрии, т. е. чем шире основания распределения $fa_{ij(6)}$ для каждого признака, тем больше будет размах колебаний интегрального показателя $fa_{i(6)}$ и выше значение его дисперсии $FA_6 = S^2_{fa_{i(6)}}$. Эта интерпретация позволяет заключить, что показатель, основанный на нормированном отклонении, лучше других (из числа рассмотренных) учитывает массовые проявления флуктуирующей асимметрии и в меньшей мере зависит от случайностей при формировании выборок.

В контексте этого обсуждения рассмотрим результаты исследования вертикальной изменчивости асимметрии листьев в пределах дерева (табл. 5, 7). Учитывая показатели FA_4, FA_6, $fa_{i(4)}$ и $fa_{i(6)}$, мало зависящие от случайностей формирования выборок, обнаруживаем максимум по 3 достоверных отличия по критерию Фишера и Уилкоксона—Манна—Уитни (10 % из 30 сравнений, табл. 7) и два отличия по непараметрическому методу дисперсионного анализа (20 % из 10 сравнений, табл. 5) при уровне значимости $\alpha = 0.01$. Эти величины не превышают допустимого числа достоверных различий между показателями, связанных со случайным отклонением выборочных распределений от нормального закона. Нам не удалось обнаружить существенных различий между выборками листьев из трех частей крон березы повислой по интегральным индексам флуктуирующей асимметрии.

ТАБЛИЦА 8

Сравнение показателей и интегральных индексов флуктуирующей асимметрии

Характеристики	Показатель					
	1	2	3	4	5	6
Объединение отклонений	–	+	+	–	–	–
Ненормальность распределения	–	+	+	–	–	–
Деление на выборочный параметр	–	–	+	–	+	(+)
Несоответствие размерному $fa_{(1)}$	–	+	–	+	+	–
Невозможность интеграции	+	–	–	–	–	–
Выбор оптимального	–	–	–	–	–	+

Представленные материалы позволяют поднять вопрос о правомочности процедуры усреднения относительных показателей асимметрии для m разных исходных показателей, используемой при создании любых интегральных индексов флуктуирующей асимметрии $\left(fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^{m} fa_{ij} \right)$. Обычно для расчета величины fa_i используются нормированные показатели fa_{ij}, которые в силу безразмерности усредняются. При этом неявно и неоправданно предполагается, что между величиной всех изучаемых промеров и уровнем их билатеральной асимметрии сохраняется примерно одинаковая пропорция, которую и выражают нормированные показатели.

Фактически же асимметрия мелко- и крупноразмерных билатеральных органов (признаков), как правило, имеет не только разный порядок различий, но и несходные механизмы возникновения и разную стоимость их проявления. Нередки ситуации, когда варьирование крупного органа на разных сторонах тела (наибольшее по абсолютной величине) при нормировании приобретает невысокие относительные оценки, которые вносят неоправданно малый вклад в интегральный индекс FA. В свою очередь, оценки изменчивости малозначимых мелкоразмерных структур могут обеспечить существенный вклад в относительный интегральный индекс. Нам представляется, что при расчетах интегральных индексов следует в большей степени ориентироваться на оценки различий в абсолютном масштабе.

Одним из путей поиска сопоставимых единиц флуктуирующей асимметрии разных частей объекта может стать полный отказ от использования в индексах показателя величины признака (средней или суммы промеров). Важнее учитывать только соотношения общей дисперсии признака и дисперсии различия сторон (флуктуирующей асимметрии), входящей в состав общей. Исходя из этой идеи, в рамках дисперсионного анализа многомерной совокупности данных, видимо, можно сконструировать некий относительный показатель участия флуктуирующей асимметрии в изменчивости всех признаков по отдельности и совместно («коэффициент индетерминации»). Преимущества подобного индекса очевидны: это отсутствие преобразований, искажающих характер распределения, и сохранение возможности применять параметрические критерии.

Заключение

1. Для 10 пластических признаков листовой пластинки березы повислой обнаружена флуктуирующая билатеральная асимметрия, для одного признака выявлена направленная асимметрия.

2. Внутрииндивидуальная вертикальная изменчивость флуктуирующей асимметрии листовой пластинки в пределах кроны березы повислой носит случайный ненаправленный характер как раздельно по показателям большинства изученных признаков, так и по интегральным индексам. Исключения составляют признаки 1, 4, 5, 7 и 10, для которых наблюдается достоверное уменьшение уровня флуктуирующей асимметрии по показателям $fa_{j(1)}$ и $fa_{j(6)}$ для листьев из верхней части кроны.

3. Показатели флуктуирующей асимметрии $fa_{ij(2)}, fa_{ij(3)}, fa_{j(2)}, fa_{j(3)}$ и интегральные индексы $fa_{i(2)}, fa_{i(3)}, FA_2$, FA_3 вследствие алгебраических преобразований, нормирующих лево- и правосторонние промеры объектов, приобретают форму распределения, не соответствующую нормальному закону. Использованный в их конструкции

прием ликвидации знака билатеральных различий неоправданно усиливает роль редких уклоняющихся вариант.

4. Показатели асимметрии $fa_{ij(2)}, fa_{ij(3)}, fa_{ij(5)}$ плохо подготовлены для интеграции, что делает интегральные индексы $fa_{i(2)}, fa_{i(3)}, fa_{i(5)}$ и FA_2, FA_3, FA_5 ненадежными характеристиками флуктуирующей асимметрии.

5. Показатели и индексы флуктуирующей асимметрии $fa_{ij(6)}, fa_{j(6)}, fa_{i(6)}$ и FA_6, преобразующие данные с помощью нормированного отклонения, имеют нормальное распределение и позволяют проводить сравнение выборок с помощью параметрического критерия Фишера. Они учитывают массовые (закономерные) проявления флуктуирующей асимметрии и в меньшей мере (по сравнению с другими рассмотренными показателями) зависят от случайностей при формировании выборок.

6. Форма распределения показателей асимметрии $fa_{ij(1)}, fa_{ij(4)}, fa_{ij(5)}$ и $fa_{ij(6)}$ зависит от инструментов измерения признаков: точные методы измерения в электронной среде MapInfo сохраняют нормальное распределение, промеры линейкой приводят к существенной асимметрии гистограммы.

Благодарности

Авторы признательны А. С. Лантратовой за важные консультации и помощь в определении видовой принадлежности берез.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-97506-р_север_а) и программы «Университеты России» (грант ур.07.01.244).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н., Логинов В. В., Епланова Г. В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Тольятти, 2004. Вып. 7. С. 45—59.

Гилева Э. А., Ялковская Л. Э., Бородин А. В., Зыков С. В., Кшнясев И. А. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (*Mammalia: Rodentia*): межвидовые и межпопуляционные сравнения // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 3. С. 221—230.

Дэвис Дж. Статистический анализ данных в геологии. М., 1977. 573 с.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М., 1987. 216 с.

Захаров В. М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. 2001. № 3. С. 164—168.

Кожара А. В. Структура показателя флуктуирующей асимметрии и его пригодность для популяционных исследований // Биологические науки. 1985. № 6. С. 100—104.

Коросов А. В., Зорина А. А. Флуктуирующая асимметрия пластических признаков пилеуса обыкновенной гадюки // Проблемы экологии животных. Петрозаводск, 2007. С. 86—91.

Коросов А. В., Коросов А. А. Техника ведения ГИС: Приложение в экологии. Петрозаводск, 2006. 186 с.

Методические рекомендации по выполнению оценки качеств среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур). Распоряжение Росэкология от 16.10.2003 № 460-р. М., 2003. 28 с.

Нивергельт Ю., Фаррар Дж., Рейнгольд Э. Машинный подход к решению математических задач. М., 1977. 352 с.

Справочник по прикладной статистике / Под ред. Э. Ллойда и др. Т. 1—2. М., 1990. 526 с.

Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., 1964. 415 с.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский А. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.

Ames L., Felley J., Smith M. H. Amount of asymmetry in centrarchid fish inhabiting heated and nonheated reservoirs // Trans. Am. Fish. Soc. 1979. N 108. P. 489—495.

Astauroff B. L. Analyse der erblichen Storungsfalle der bilateralen Symmetrie // Zeit Ind Abst-Vererbungsl. 1930. N 55. P. 183—262.

Bader R. S. Fluctuating asymmetry in the dentition of the house mouse // Growth. 1965. N 29. P. 291—300.

Developmental instability: Causes and Consequences / Ed. by M. Polak. Oxford, 2003. 450 p.

Hoel P.G. Introduction to mathematical statistics. London, 1947. 258 p.

Kozlov M. V., Wilsey B. J., Koricheva J., Haukioja E. Fluctuation asymmetry of birch leaves increases under pollution impact // Journal of Applied Ecology. 1996. N 33. P. 1489—1495.

Leung B., Forbes N. R., Houle D. Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits // The American naturalist. 2000. Vol. 155. N 1. P. 101—115.

Ludwig W. Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und biem Menschen. Berlin, 1932. 496 p.

Mason L. G., Ehrlich P. R., Emmel T. C. The population biology of the butterfly *Euphydryas editha* // Evolution. 1976. N 21. P. 85—91.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. Vol. 17. P. 391—421.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuation asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests // Acta Zool. Fennica. 1992. Vol. 191. P. 57—72.

Sakai K., Shimamoto Y. Developmental instability in leaves and flowers of *Nicotiana tabacum* // Genetic. 1965. N 51. P. 801—813.

Valen L. V. A study of fluctuation asymmetry // Evolution. 1962. Vol. 16. N 2. P. 125—142.

Zhivotovsky L. A. A measure of fluctuating asymmetry for a set of characters // Acta Zoologica Fennica. 1992. N 191. P. 73—77.

SUMMARY

Intra-individual variability of asymmetry of eleven metrical leaf characters in the silver birch (*Betula pendula* Roth.) crown was studied on Bolshoy Klimetskij Island (the Republic of Karelia). Fluctuating bilateral asymmetry has been found for 10 characters, directional asymmetry has been revealed for 1 character only. Integrated indexes of multiple character and asymmetry measures of the most single leaf characters did not show any significant differences between lower, middle and upper parts of tree crown. However, a significant decrease of asymmetry level by 5 characters has been observed for leaes from upper crown part. Effectiveness evaluation of 6 asymmetry single trait measures and 5 asymmetry multiple trait indexes of metrical characters has shown that only one method based on standardized deviation sufficiently estimates dispersion of differences between sides. It obeys normal law and allows to compare samples by using exact parametric tests. It has been shown, that irregular distortion of sample distribution normal form could produce significant differences between compared dispersions till 20 % cases on F-test and 14 % on Wilcoxon—Mann—Whitney U-test. Influence of measuring instrument accuracy on asymmetry measure distribution form has been revealed: exact measuring methods in MapInfo program serve normal distribution, measures by a ruler provide significant histogram asymmetry.

УДК 581*55.552. 581*524

© А. Ю. Кудрявцев

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НИЗКОСТВОЛЬНЫХ ЛЕСОВ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

A. Yu. KOUDRIAVTSEV. ECOLOGICAL-COENOTIC CHARACTERISTIC
OF LOW WOODLANDS OF THE MIDDLE VOLGA REGION

Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»
г. Пенза, ул. Ленина, 22—51
E-mail: zapoved_PLStep@mail.ru

Поступила 29.04.2008
Окончательный вариант получен 12.03.2009

Разработана эколого-фитоценотическая классификация сообществ, входящих в состав лесостепного комплекса Приволжской возвышенности. На основе критерия участия в сложении ярусов сообществ наиболее обильных видов (доминантов) и эколого-ценотических групп сопряженных видов выделены 2 формации и 7 ассоциаций низкоствольных лесов. Приведены основные параметры, характеризующие каждое растительное сообщество.

Ключевые слова: лесостепной комплекс, низкоствольные леса, эколого-фитоценотическая классификация, Среднее Поволжье.

Занимая промежуточное положение между лесной и степной зонами, лесостепь является не только областью взаимодействия двух основных типов растительности (лесного и степного), но и местом развития луговой и кустарниковой растительности, а также своеобразных парковых лесов и редколесий (Сакало, 1961). Положение лесостепи на стыке контрастирующих зон и внутриландшафтная мозаика разнородных сообществ создают чрезвычайное разнообразие экологических условий, способствуя высокой качественной насыщенности ценозов (Чернов, 1975).

Изучению состава, структуры и динамики растительности лесостепи посвящено большое количество исследований. Однако большинство работ связано с изучением степного и лесного компонентов. Значительно меньше внимания уделено характеристике кустарниковых сообществ и практически нет работ, посвященных исследованию низкоствольных лесов.

Наиболее полную классификацию лесных и кустарниковых сообществ степной и лесостепной зон Украины на почвенно-типологической основе создал А. Л. Бельгард (1950). Классификация лесной и кустарниковой растительности Центрально-Черноземного заповедника создана Ю. Н. Нешатаевым (1980, 1996). Значительное количество древесно-кустарниковых ассоциаций описано на территории Украинского степного заповедника (Ткаченко и др., 1998).

Однако для лесостепи Поволжья подобная классификация до сих пор была не создана.

Характеристика района исследования

Средняя часть Приволжской возвышенности, на территории которой расположена Пензенская обл., относится к Среднерусской подпровинции Восточноевропейской лесостепной провинции Евразиатской степной области (Растительность.., 1980).

Западная и центральная части области занимают западный склон Приволжской возвышенности, который постепенно спускается к Окско-Донской низменности. Здесь преобладают спокойные формы рельефа. Абсолютные высоты колеблются в пределах 200—260 м. Почвообразующие породы представлены в основном лессовидными покровными суглинками. В почвенном покрове преобладают черноземы выщелоченные. Лесистость колеблется в пределах 4—16 %. Бо́льшую часть территории занимают безлесные пространства с плодородными черноземными почвами, занятыми сельскохозяйственными культурами. Леса имеют островной характер и приурочены, как правило, к поймам и долинам рек или возвышенным частям рельефа. Здесь в составе лесостепного комплекса представлены луговые и кустарниковые степи, разнообразные кустарниковые сообщества, низкоствольные леса, дубовые колки и в меньшей мере осиновые кусты.

Восток области расположен в центральной части Приволжской возвышенности на водораздельном плато Засурья с наивысшими высотными отметками более 330 м. Местность представляет собой высокое, прорезанное глубокими речными долинами плоскогорье с сильно пересеченным, почти горным рельефом, сохранившимся со времен третичного периода. Моренные отложения ледникового периода отсутствуют. Водораздельные склоны и крутые берега речных долин состоят из мощных толщ третичных песков и песчаников, с подстилающими их опоковыми глинами. Леса приурочены большею частью к легким — песчаным и супесчаным почвам, насыщенным продуктами выветривания третичных пород — опок и песчаников. Лесостепной комплекс представлен сообществами песчаных и каменистых степей, остепненных сосняков. Наряду с дубовыми и осиновыми здесь встречаются и березовые колки. Сообщества кустарников распространены значительно меньше, видовой состав их гораздо беднее (преобладают *Chamaecytisus ruthenicus* и *Spiraea crenata*) (Кудрявцев, 2008).

Судя по ранним работам И. И. Спрыгина (1923, 1986) и Б. А. Келлера (1906) сообщества лесостепного комплекса были широко распространены на территории области. В то время (начало XX в.) участки степей, кустарников и осиновые кусты еще можно было найти среди пашен или сенокосов в виде отдельных небольших площадей. Но уже тогда они почти все были приурочены к склонам, тогда как раньше, по свидетельству местных жителей, участки были широко распространены и на плакорах, где сейчас располагаются пахотные угодья.

В настоящее время естественная растительность открытых безлесных пространств почти полностью уничтожена. Наиболее полно ландшафты, характерные для лесостепного комплекса Среднего Поволжья, сохранились на трех участках заповедника «Приволжская лесостепь».

Материал и методика

Материал был собран в ходе лесотаксационных работ на территории Пензенской обл., геоботанического обследования и картирования растительности участков заповедника «Приволжская лесостепь». В период 1990—2007 гг. небольшие фрагменты растительности лесостепного комплекса обнаружены на западе и юго-западе области, в бассейнах Хопра и Вороны. На территории музея заповедника «Тарханы» в 2007 г. обнаружены колки, состоящие из *Salix fragilis*, черемуховый лес на плакоре рядом с усадьбой «Апалиха». На юго-востоке области к югу от р. Кадады также выявлено довольно значительное количество фрагментов лесостепных сообществ.

В ходе исследований сделано более 50 полных геоботанических описаний сообществ низкоствольных лесов. Описание растительности проводилось по стандартным методикам. В каждом ярусе указывалось общее проективное покрытие и проективное покрытие каждого вида в процентах. Возраст деревьев и кустарников определяли на модельных экземплярах растений путем подсчета годичных колец на спилах, сделанных у основания ствола. Таким образом, для деревьев и кустарников на каждой пробной площади были определены средний возраст, высота и диаметр (по видам).

Предлагаемая классификация основана на эколого-фитоценотических признаках (Нешатаев, 1987, 2001). Деление на формации проводилось по преобладающим видам основного яруса. К одной ассоциации при классификации относили описания, сходные по составу эдификаторов, ценотической роли в сложении нижних ярусов сообществ наиболее обильных видов (доминантов) и групп сопряженных видов-индикаторов. За доминанты сообществ приняты виды с участием в составе 50 % и более, содоминанты — 10 % и более. При выделении ассоциаций также учитывалась сомкнутость сообществ и средний возраст деревьев и кустарников. Всего в категории низкоствольных лесов выделено 2 формации и 7 ассоциаций. Парные коэффициенты флористического сходства рассчитаны по Жаккару.

Для экологической характеристики сообществ был использован метод фитоиндикации. Оценка изменения параметров экологического режима было проведена по шкалам Д. Н. Цыганова (1983). Расчет параметров проведен по методу средневзвешенной середины интервала (Смирнова и др., 2000) для каждого яруса по трем основным шкалам: увлажнения почв (Hd), солевого режима (Tr) и освещенности—затенения (Lc).

Названия сосудистых растений приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995).

Результаты и обсуждение

Характерной особенностью лесостепного комплекса Приволжской возвышенности является формирование своеобразных низкоствольных лесов, древостой которых образован деревьями второй и третьей величины, обычно формирующими подлесок широколиственных лесов — *Padus avium* и *Acer tataricum*. Необходимо отметить, что существование низкоствольных лесов отмечено также и на территории Саратовской обл. (Болдырев, Невский, 2005). При картировании Островцовского участка заповедника «Приволжская лесостепь» низкоствольные леса описаны на площади около 40 га, что составляет чуть более 11 % от общей площади участка. Отдельные выделы занимают от 0.1 до 5—7 га. При этом площади черемушников и татарокленовников практически равны. Низкоствольные леса приурочены к различным экотопам. Они широко распространены как на плакоре, так и по склонам различной крутизны и экспозиции. Совмещение геоботанического плана участка (М 1 : 5000) 2000 г. с почвенной картой того же масштаба, составленной в 2002 г. сотрудниками Почвенного института им. В. В. Докучаева В. П. Белобровым и А. Я. Ворониным, показало, что более 90 % низкоствольных лесов произрастает на выщелоченных черноземах (преимущественно средневыщелоченных). К типичным и слабовыщелоченным черноземам приурочено около 8 %, а к аллювиальным луговым и болотным почвам примерно — по 1 %.

Высота древесного яруса в этих сообществах в зрелом возрасте (40 и более лет) не превышает 10—12 м. Вертикальная структура ценозов чаще всего многоярусная, кустарники могут присутствовать одновременно в 2—3 ярусах вместе с деревьями. Молодые деревья нередко имеют многоствольную форму и могут сливаться с ярусом кустарников. Однако кустарниковый и древесный ярусы в сообществах низкоствольных лесов выделяются четко. Зачастую древесно-кустарниковый ярус бывает не полностью сомкнут. Подобная редколесная структура верхнего яруса создает условия для существования луговых или даже степных групп видов травяной растительности. В то же время деревья и кустарники могут полностью смыкаться кронами, формируя чрезвычайно плотный верхний полог, что приводит к образованию редкотравных ценозов.

В травяном покрове представлены виды разных эколого-фитоценотических групп (табл. 1). Отмечено присутствие видов степного разнотравья: *Artemisia armeniaca*, *Seseli libanotis*. Широко распространены луговые злаки, некоторые из кото-

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав ассоциаций низкоствольных лесов

Ассоциация	Ярус	Татарокленовник чистотело-крапивный	Татарокленовник чистотело-разнотравный	Черемушник жестеро-терновый редкотравный	Черемушник терново-жестерный чистотелово-разнотравный	Черемушник редкотравный	Черемушник снытево-чистотеловый	Черемушник разнотравно-чистотеловый
Количество описаний		4	5	6	8	10	8	6
		Проективное покрытие, м^2						
Acer tataricum	A	56.3	86.2		0.1	0.4	0.7	
Malus praecox	A	6.3	1.3		6.9		0.7	
Padus avium	A			37.5	44.4	65.0	56.4	75.0
Populus tremula	A			9.0				
Berberis vulgaris	B		0.1		0.1			
Cerasus fruticosa	B				0.3	0.4		
Euonymus verrucosa	B		0.2	4.5	2.8	3.2	1.5	
Lonicera tatarica	B	0.1	0.1		0.1	0.0	0.2	
Prunus spinosa	B	12.5		44.5	6.6	1.0		
Rhamnus cathartica	B	2.5	1.8	10.0	15.1	5.1	9.8	
Rosa majalis	B				0.1	0.4		
Rubus idaeus	B		0.2		0.4	1.1	0.3	
Sambucus racemosa	B		0.2	1.0	1.9	1.8	0.9	0.5
Viburnum opulus	B		0.1		0.2	0.0	0.4	
Acer platanoides	C		0.2			0.0		
A. tataricum	C	0.1	0.2		0.1			
Adoxa moschatellina	C	0.9	0.3			0.3	0.0	
Aegopodium podagraria	C				5.3	4.1	6.5	
Agrimonia eupatoria	C	0.1			0.3	0.1		
Anthriscus sylvestris	C	0.1	0.1		0.1	0.2		
Arabis pendula	C	0.1	0.1		1.3	0.1	0.0	
Arctium tomentosum	C		0.1			0.1	0.1	
Chelidonium majus	C	10.0	21.9	7.5	13.0	16.5	21.3	23.5
Cirsium heterophyllum	C	0.4	0.3		0.1	0.1		0.3
Convallaria majalis	C	0.6	2.1	1.0	1.6	0.7	0.9	0.3
Elymus caninus	C	3.1	0.9		1.0	0.5	0.6	
Elytrigia repens	C			0.5	0.1	0.1		
Fallopia convolvulus	C		0.2	0.3		0.1	0.1	
Galeopsis ladanum	C		0.1	0.3		0.0	0.0	
Galium aparine	C	0.5	1.4	0.8	0.5	0.5	1.2	2.8
G. odoratum	C					0.2	0.3	
Geum urbanum	C	0.6	1.8	0.5	0.8	0.5	0.9	0.8
Glechoma hederacea	C	0.1	8.8	2.5	1.4	0.5	0.6	0.3
Leonurus quinquelobatus	C	0.1	0.4		0.3	0.5	0.4	0.5

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ассоциация	Ярус	Татарокленовник чистотело-крапивный	Татарокленовник чистотело-разнотравный	Черемушник жестеро-терновый редкотравный	Черемушник терново-жестерный чистотелово-разнотравный	Черемушник редкотравный	Черемушник снытево-чистотеловый	Черемушник разнотравно-чистотеловый
Количество описаний		4	5	6	8	10	8	6
		Проективное покрытие, м^2						
Lithospermum officinale	C	0.3	0.1			0.0		
Melandrium album	C	0.1	0.1			0.1		
Melica altissima	C	0.3	2.2	2.0	0.5	0.8	1.0	0.3
Myosotis sparsiflora	C						0.0	0.3
Phlomis tuberosa	C	0.3				0.1	0.0	
Polygonatum multiflorum	C		0.6		0.1	0.1	0.1	
P. odoratum	C					0.0	0.3	0.3
Pyrethrum corymbosum	C				0.1	0.0		
Rubus saxatilis	C	0.8	0.1	0.3	0.1	0.3	0.1	
Solanum dulcamara	C		0.1		0.1	0.1	0.5	
Urtica dioica	C	10.3	5.6	2.5	4.1	1.4	2.3	1.0
Viola hirta	C	0.5	0.4		0.1	0.4	0.2	0.3
V. mirabilis	C	0.5	0.2					
Humulus lupulus	O			1.0				

Примечание. Виды с низким обилием и встречаемостью: *Acer platanoides* (4), *Amygdalus nana* (5), *Berberis vulgaris* (2, 4), *Crataegus sanguinea* (2), *Frangula alnus* (4), *Ribes nigrum* (5), *Sorbus aucuparia* (5), *Ulmus laevis* (4), *Grossularia reclinata* (5), *Alliaria petiolata* (4), *Artemisia armeniaca* (5), *A. vulgaris* (7), *Asparagus officinalis* (6), *Betonica officinalis* (3), *Campanula glomerata* (5), *Carex riparia* (5), *Crepis sibirica* (7), *Cucubalus baccifer* (2), *Delphinium cuneatum* (1), *Erysimum cheiranthoides* (6), *Galium boreale* (5), *G. verum* (5), *Heracleum sibiricum* (1), *Hypericum perforatum* (2), *Milium effusum* (6), *Myosoton aquaticum* (2), *Rubus caesius* (5), *Seseli libanotis* (1), *Sisymbrium strictissimum* (6), *Solidago virga-aurea* (5), *Sonchus oleracium* (5), *Taraxacum officinale* (5), *Veronica chamaedrys* (2), *Vicia sylvatica* (6), *V. tenuifolia* (5), *Viscaria vulgaris* (2). Цифрами в скобках обозначены ассоциации: 1. Татарокленовник чистотело-крапивный. 2. Татарокленовник чистотело-разнотравный. 3. Черемушник жестеро-терновый редкотравный. 4. Черемушник терново-жестерный чистотелово-разнотравный. 5. Черемушник редкотравный. 6. Черемушник снытево-чистотеловый. 7. Черемушник разнотравно-чистотеловый. А — древесный ярус, В — кустарниковый ярус, С — травяной ярус.

рых являются доминантами: *Elytrigia repens*, *Melica altissima*. Количество лугового разнотравья также очень велико: *Betonica officinalis*, *Fallopia convolvulus*, *Galium verum*, *Phlomis tuberosa* и другие. Велика степень участия в травяном покрове сорно-лесных видов: *Chelidonium majus*, *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea* и др. Значительно также участие неморальных элементов флоры: *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis*, *Viola mirabilis*. Встречаются болотно-лесолуговые виды: *Carex riparia*, *Myosoton aquaticum*, *Solanum dulcamara*. Развитие светолюбивой нитрофильной растительности характеризуется такими растениями, как *Rubus idaeus*, *R. caesius*, *Urtica dioica*.

Анализ флористического сходства (табл. 2) показывает достаточно четкое различие видового состава ассоциаций. Значения парных коэффициентов видового сходства колеблются от 0.22 (ассоциации Черемушник редкотравный и Черемушник разнотравно-чистотеловый) до 0.50 (ассоциации Черемушник терново-жестерный чистотелово-разнотравный и Черемушник редкотравный). Значения коэффициентов для ассоциаций татарокленовников и черемушников практически неразличимы. Однако для каждой из формаций существуют характерные виды, которые отсутствуют в другой (табл. 1). Для черемушников это прежде всего *Aegopodium podagraria*, а также *Elytrigia repens* и *Galium odoratum*. Характерным видом

ТАБЛИЦА 2

Парные коэффициенты флористического сходства по Жаккару, %

Ассоциация	1. Татарокленовник чистотело-крапивный	2. Татарокленовник чистотело-разнотравный	3. Черемушник жестеро-терновый редкотравный	4. Черемушник терново-жестерный чистотелово-разнотравный	5. Черемушник редкотравный	6. Черемушник снытево-чистотеловый	7. Черемушник разнотравно-чистотеловый
Татарокленовник							
чистотело-крапивный		0.44	0.26	0.43	0.38	0.38	0.29
чистотсло-разнотравный	0.44		0.27	0.45	0.44	0.48	0.29
Черемушник							
жестеро-терновый редкотравный	0.26	0.27		0.33	0.28	0.33	0.35
терново-жестерный чистотелово-разнотравный	0.43	0.45	0.33		0.5	0.47	0.29
редкотравный	0.38	0.44	0.28	0.5		0.48	0.22
снытево-чистотеловый	0.38	0.48	0.33	0.47	0.48		0.33
разнотравно-чистотеловый	0.29	0.29	0.35	0.29	0.22	0.33	

татарокленовников является *Viola mirabilis*, которая не отмечена ни в одном описании черемуховых лесов.

Формация Acereta tataricum — Татарокленовники. Характерна высокая вероятность образования монодоминантных сообществ без подлеска. Древесный ярус довольно плотный, образован *Acer tataricum* с небольшой примесью *Malus praecox*. Ярус кустарников развит слабо, видовой состав богат. Образование сообществ происходит к 15 годам. При этом на ранних стадиях (до 25 лет) преобладают кленовники с подлеском из *Prunus spinosa* с небольшой примесью *Rhamnus cathartica*. Максимальный возраст описанных сообществ не превышает 40 лет, однако они не обнаруживают признаков старения и деградации. Отмечено возобновление 3 видов деревьев и 4 видов кустарников. Сомкнутость травостоя небольшая, видовой состав небогат. Описано 2 ассоциации.

Acc. Aceretum chelidonioso-urticosum — Татарокленовник чистотело-крапивный. Древостой средней сомкнутости образован *Acer tataricum* с участием *Malus praecox*. Средняя высота 4.4 м, средний диаметр 1.8 см, возраст 19 лет, полнота 0.74. Кустарниковый ярус развит слабо, в его составе 3 вида, доминирует *Prunus spinosa*. Отмечено возобновление *Acer tataricum*. Травяной покров сильно изрежен (проективное покрытие составляет 30.3 %), в составе отмечено 23 вида. Доминируют *Urtica dioica* и *Chelidonium majus*. Заметна роль *Elymus caninus*.

По шкале увлажнения древостой и напочвенный покров относятся к сухолесолуговому режиму, кустарниковый ярус к луговостепному. По шкале трофности древесный и кустарниковый ярусы относятся к довольно богатым почвам, а травяной — к небогатым почвам. Световой режим древесного яруса соответствует светлым лесам, кустарникового и травяного ярусов — полуоткрытым пространствам (табл. 3).

Acc. Aceretum chelidonioso-varioherbosum — Татарокленовник чистотело-разнотравный. Древесный ярус очень плотный, состоит из *Acer tataricum*. Примесь *Malus praecox* чрезвычайно мала. Средняя высота 7 м, средний диаметр 6.4 см, воз-

ТАБЛИЦА 3

Экологическая характеристика ассоциаций низкоствольных лесов

Ассоциация	Показатели экологических факторов								
	шкала увлажнения почв Hd			шкала солевого режима почв Tr			шкала освещенности—затенения Lc		
	А	В	С	А	В	С	А	В	С
Татарокленовник									
чистотело-крапивный	11.9	9.0	12.1	8.1	7.0	6.4	5.8	3.2	4.2
чистотело-разнотравный	12.0	11.7	11.6	8.0	6.9	6.9	6.0	4.7	3.9
Черемушник									
жестеро-терновый редкотравный	14.8	9.3	11.6	7.0	6.9	6.8	4.8	3.4	3.8
терново-жестерный чистотелово-разнотравный	14.5	9.8	11.8	7.3	6.8	6.4	4.9	4.0	3.9
редкотравный	15.0	11.1	11.4	7.0	6.6	6.6	5.0	4.5	3.6
снытево-чистотеловый	14.9	10.0	11.5	7.0	6.8	6.5	5.0	4.3	3.7
разнотравно-чистотеловый	15.0	14.0	11.0	7.0	6.0	6.9	5.0	6.0	3.1

Примечание. А — древесный ярус, В — кустарниковый ярус, С — травяной ярус.

раст 30 лет, полнота 0.99. Подлесок практически не выражен, однако видовой состав его богат (содержит 10 видов). Средняя высота 3 м. Отмечено возобновление *Acer platanoides* и *Acer tataricum*, *Euonymus verrucosa*, *Padus avium*, *Prunus spinosa* и *Rubus idaeus*. Сомкнутость травостоя средняя (проективное покрытие составляет 49.1 %), в его составе 29 видов. Преобладают *Chelidonium majus, Glechoma hederacea* и *Urtica dioica*. Заметна роль *Convallaria majalis*, *Melica altissima, Geum urbanum* и *Galium aparine*.

По шкале увлажнения почвы для всех ярусов соответствует сухолесолуговым. Солевой режим почвы для всех ярусов соответствует довольно богатым почвам. Освещенность древесного и кустарникового ярусов соответствует светлым лесам, травостоя — полуоткрытым пространствам (табл. 3).

Формация Padeta avium — Черемушники. Состав и строение очень разнообразны. Древостои различной сомкнутости с преобладанием *Padus avium* и примесью нескольких видов деревьев. Кустарниковый ярус часто хорошо выражен в молодых сообществах (до 25 лет). Преобладают *Prunus spinosa* и *Rhamnus cathartica*. Для более зрелых черемушников (возраст более 30 лет) характерны наибольшая сомкнутость крон и плотность популяции *Padus avium*, а также простое одноярусное строение, так как ярус кустарников выражен очень слабо. Отмечено возобновление 3 видов деревьев и кустарников. Травостой, как правило, сильно разрежен, количество видов в составе сильно колеблется. Описано 5 ассоциаций.

Асс. Pruneto-Padetum parvoherbosum — Черемушник терновый редкотравный. Древостой средней сомкнутости, состоит из *Padus avium* с небольшой примесью *Populus tremula*. Средняя высота: *Padus avium* 4.8 м, средний диаметр *Padus avium* 3.0 см, возраст 18 лет, полнота 0.6. Сомкнутость подлеска высокая. Доминирует *Prunus spinosa* с примесью *Rhamnus cathartica*. Средняя высота: *Rhamnus cathartica* — 2.6 м, *Prunus spinosa* — 2.0 м. Отмечены также *Euonymus verrucosa* и *Sambucus racemosa*. Травяной ярус сильно изрежен (проективное покрытие 20.0 %). Отмечено 13 видов трав. Преобладают *Chelidonium majus*, *Glechoma hederacea*, *Urtica dioica* и *Melica altissima*.

Увлажнение почв для древесного яруса соответствует сыролесолуговому, для яруса кустарников — лугово-степному, для травостоя — сухолесолуговому режимам. Солевой режим почвы для всех ярусов соответствует довольно богатым почвам. Освещенность древесного яруса соответствует режиму светлых лесов, кустарникового яруса и травостоя — полуоткрытым пространствам (табл. 3).

Acc. Rhamneto-Padetum chelidonioso-varioherbosum — Черемушник жестерный чистотело-разнотравный. Древостой средней сомкнутости, состоит из *Padus avium* с примесью *Malus praecox*. Отмечены клены *Acer tataricum* и *A. platanoides*. Средняя высота 6.8 м, средний диаметр 5.0 см, возраст 26 лет, полнота 0.78. Кустарниковый ярус сильно деградирован, в его составе отмечено 13 видов. Высота 3.0 м. Также отмечено возобновление *Acer tataricum* и *Ulmus laevis*. Травостой сильно изрежен (проективное покрытие составляет 31.1 %), в составе 21 вид. Преобладают *Chelidonium majus*, *Aegopodium podagraria* и *Urtica dioica*. Заметна роль *Glechoma hederacea* и *Convallaria majalis*.

Увлажнение почв в целом соответствует предыдущей ассоциации. По солевому режиму древесный и кустарниковый ярусы относятся к довольно богатым почвам, а травяной — к небогатым почвам. Освещенность по ярусам в целом соответствует режиму предыдущей ассоциации, однако индекс кустарникового яруса заметно выше (табл. 3).

Acc. Padetum parvoherbosum — Черемушник редкотравный. Довольно плотный древесный ярус образован черемухой *Padus avium* с единичными деревьями *Acer tataricum*. Средняя высота 8.0 м, средний диаметр 7.9 см, возраст 30 лет, полнота 0.93. Кустарниковый ярус выражен очень слабо, однако видовой состав его богат (12 видов). Преобладают *Rhamnus cathartica* и *Euonymus verrucosa*. Высота яруса 4.0 м. Отмечено возобновление *Acer platanoides*. Травяной ярус слабо сомкнут (проективное покрытие составляет 28.9 %), содержит 40 видов. Доминируют *Chelidonium majus* и *Aegopodium podagraria*. Заметна роль *Urtica dioica*.

Режим увлажнения почв для древесного яруса соответствует сыролесолуговому, а для кустарникового и травяного ярусов — сухолесолуговому. По трофности все ярусы соответствуют довольно богатым почвам. Освещенность древесного и кустарникового ярусов соответствует режиму светлых лесов, яруса травостоя — полуоткрытым пространствам (табл. 3).

Acc. Padetum aegopodioso-chelidoniosum — Черемушник снытево-чистотеловый. Древостой средней сомкнутости состоит из *Padus avium*. Единично отмечены *Malus praecox* и *Acer tataricum*. Средняя высота 10 м, средний диаметр 12 см, возраст 39 лет, полнота 0.80. Кустарниковый ярус с доминированием *Rhamnus cathartica* выражен слабо, отмечено 6 видов кустарников. Высота 4.0 м. Травостой довольно редкий (проективное покрытие составляет 37.7 %), содержит 28 видов. Доминирует *Chelidonium majus* с примесью *Aegopodium podagraria*. Заметно присутствие *Urtica dioica* и *Galium aparine*.

Увлажнение почв для древесного яруса соответствует сыролесолуговому, для яруса кустарников — лугово-степному, для травостоя — сухолесолуговому. Солевой режим почвы для всех ярусов соответствует довольно богатым почвам. Освещенность древесного яруса соответствует светлым лесам, кустарникового яруса и травостоя — полуоткрытым пространствам (табл. 3).

Acc. *Padetum varioherboso-chelidoniosum* — Черемушник разнотравно-чистотеловый. Высокосомкнутый древостой образован исключительно черемухой *Padus avium*. Средняя высота 11 м, средний диаметр 13 см, возраст 39 лет, полнота 0.95. В ярусе подлеска — единичные экземпляры *Sambucus racemosa*. Проективное покрытие травостоя составляет 30.8 %. В составе отмечено 14 видов, доминирует *Chelidonium majus* с примесью *Galium aparine*.

Увлажнение почв для древесного яруса соответствует сыролесолуговому, для яруса кустарников — влажнолесолуговому, для травостоя — сухолесолуговому. Солевой режим почвы для древесного яруса соответствует довольно богатым почвам, для кустарникового — небогатым почвам, для травостоя — режиму довольно богатых почв. Освещенность по ярусам в целом соответствует режиму предыдущей ассоциации, однако индекс кустарникового яруса значительно выше, а травянистого — заметно ниже (табл. 3).

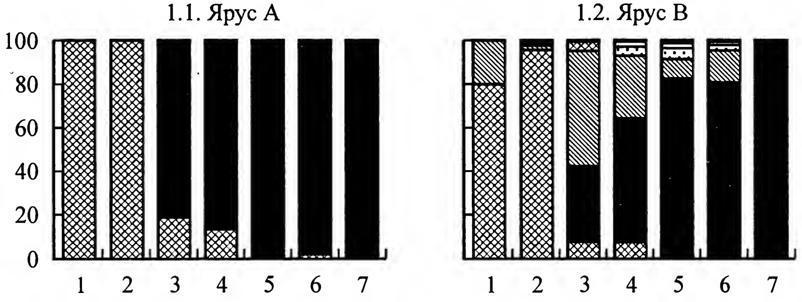
Заключение

Проведенные исследования показали, что низкоствольные леса являются одним из характерных компонентов лесостепного комплекса Среднего Поволжья. Жизненная форма, промежуточная между типичными высокоствольными деревьями и кустарниками, позволяет успешно произрастать на выщелоченных черноземах даже такому влаголюбивому виду, как *Padus avium*. Безусловно, значительная часть низкоствольных лесов представляет собой производные сообщества, возникшие на месте вырубленных лесов, возобновление которых было затруднено вследствие слабой порослевой способности коренных пород, чрезмерного выпаса, сенокошения и т. д. Однако в условиях периодически засушливого климата лесостепи вполне возможно существование в определенных экотопах коренных низкоствольных лесов, поскольку конкурентоспособность высокоствольных деревьев снижается. Для выявления статуса сообществ необходимо дальнейшее изучение сукцессий в различных типах местообитаний.

В целом сообщества лесов *Acer tataricum* и *Padus avium* характеризуются довольно четко очерченным составом флоры, которая в основном состоит из достаточно засухоустойчивых и светолюбивых видов, требовательных к плодородию

1.1. Ярус А

1.2. Ярус В



1.3. Ярус С

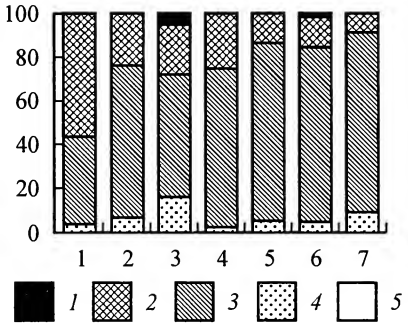


Рис. 1. Спектр распределения видов по шкале увлажнения почв Hd.

Здесь и на рис. 2, 3: по оси абсцисс — ассоциации; по оси ординат — состав, доля от суммы проективного покрытия, %. Здесь и на рис. 2, 3: ассоциации: 1 — татарокленовник чистотело-крапивный; 2 — татарокленовник чистотело-разнотравный; 3 — черемушник жестеро-терновый редкотравный; 4 — черемушник терново-жестерный чистотело-разнотравный; 5 — черемушник редкотравный; 6 — черемушник снытево-чистотеловый; 7 — черемушник разнотравно-чистотеловый. Режим увлажнения: *1* — сыролесолуговой; *2* — влажнолесолуговой; *3* — сухолесолуговой; *4* — луговостепной; *5* — среднестепной.

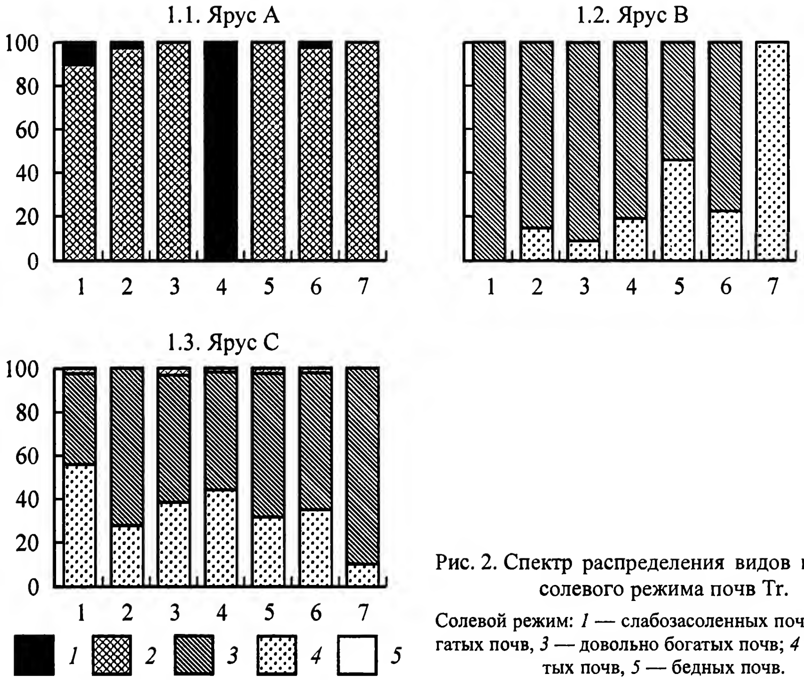


Рис. 2. Спектр распределения видов по шкале солевого режима почв Tr.

Солевой режим: *1* — слабозасоленных почв, *2* — богатых почв, *3* — довольно богатых почв; *4* — небогатых почв, *5* — бедных почв.

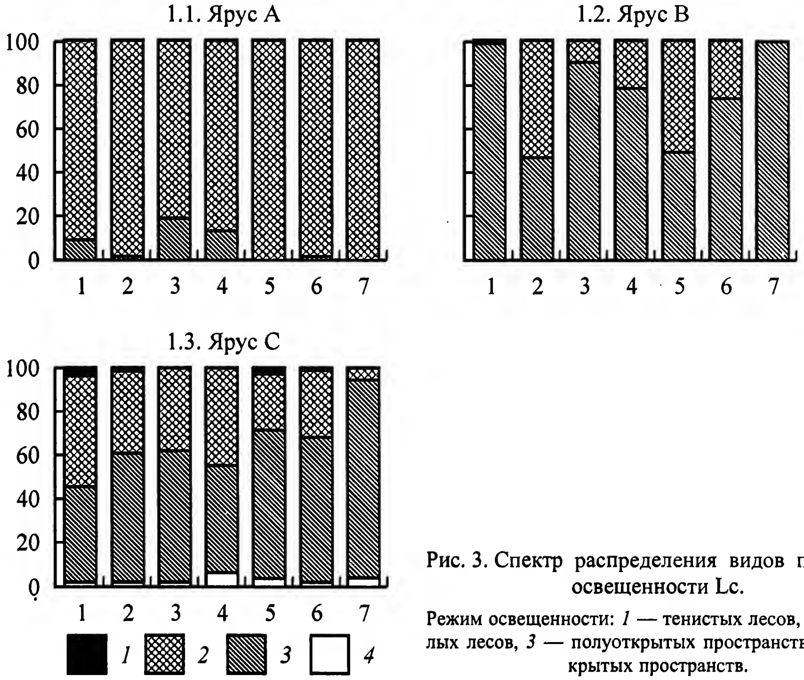


Рис. 3. Спектр распределения видов по шкале освещенности Lc.

Режим освещенности: *1* — тенистых лесов, *2* — светлых лесов, *3* — полуоткрытых пространств, *4* — открытых пространств.

почвы. Анализ экологических режимов сообществ в целом показал сходные оценки экотопов различных ассоциаций по всем параметрам. В то же время для сообществ характерна довольно низкая степень ассоциированности между ярусами. Так, например, в подлеске преобладают значительно более засухоустойчивые виды, чем в древостое. Виды напочвенного покрова несколько более влаголюбивы, чем кустарники, но также заметно ксерофильнее, чем древостой. Растения травостоя и подлеска менее требовательны к богатству почвы, чем деревья, в то же время они отличаются большим светолюбием (особенно травы).

Распределение видов по экологическим шкалам в пределах ярусов также заметно различается (рис. 1—3). Наиболее монолитен ярус древостоя, в котором всегда абсолютно доминируют растения, приуроченные к одному экологическому режиму. В кустарниковом ярусе диапазон распределения видов значительно расширяется, наблюдается сосуществование видов различных экологических групп. Доминирование зачастую не выражено. Наиболее широк спектр экологических групп в травяном ярусе. Здесь преобладание отдельных групп обычно еще менее заметно, чем в подлеске. Можно наблюдать совместное произрастание видов среднестепного и сыролесолугового режимов (ассоциация Черемушник редкотравный), небогатых и слабозасоленных почв (ассоциации Черемушник редкотравный и Черемушник снытево-чистотеловый), открытых пространств и тенистых лесов (ассоциации Татаркленовник чистотело-крапивный, Татаркленовник чистотело-разнотравный, Черемушник редкотравный и Черемушник снытево-чистотеловый). Все это свидетельствует о чрезвычайно низкой ассоциированности травостоя. Наряду с процессом олесения (сильватизация) в сообществах идут процессы олуговения и в меньшей мере остепнения.

По классификации А. Л. Бельгарда (1980) и Н. М. Матвеева (1995), ассоциации Татаркленовник чистотело-крапивный, Татаркленовник чистотело-разнотравный, Черемушник редкотравный и Черемушник снытево-чистотеловый можно отнести к амфиценозам, а ассоциации Черемушник жестеро-терновый редкотравный, Черемушник терново-жестерный чистотело-разнотравный и Черемушник разнотравно-чистотеловый — к псевдомоноценозам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. Киев, 1950. 264 с.

Бельгард А. Л. К вопросу об экологическом анализе и структуре лесных фитоценозов в степи // Вопросы биологической диагностики лесных биогеоценозов Присамарья: Тр. комп. эксп. ДГУ. Днепропетровск, 1980. С. 12—43.

Болдырев В. А., Невский С. А. Динамика и разнообразие лесных экосистем южной части Приволжской возвышенности // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Саратов, 2005. С. 78—79.

Келлер Б. А. Из области черноземно-ковыльных степей // Ботанико-географические исследования в Сердобском уезде Саратовской губернии. Тр. О-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те. Т. 37. Вып. 1. Казань, 1903. 130 с.

Кудрявцев А. Ю. Лесостепной комплекс Пензенской области // Матер. науч. конф., посвящ. 90-летию ВГУ и 50-летию Воронежского отделения РБО. Воронеж, 2008. С. 175—177.

Матвеев Н. М. Об основных типах структуры эталонных для степного Заволжья естественных лесов // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах. Самара, 1995. С. 29—41.

Нешатаев Ю. Н. Геоботаническая характеристика Казацкого участка Центрально-Черноземного заповедника: Отчет о НИР. № ГР 78954569. Л., 1980. 49 с.

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.

Нешатаев Ю. Н. Некоторые итоги изучения динамики растительности Казацкого участка Центрально-Черноземного биосферного заповедника методом выборочно-статистического картографирования // Заповедное дело. Науч.-мет. зап. Вып. 1. М., 1996. С. 22—26.

Нешатаев Ю. Н. О некоторых задачах и методах классификации растительности // Растительность России. 2001. № 1. С. 57—61.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.

Сакало Д. И. Лесостепной ландшафт европейской части СССР и его растительность // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 7. С. 969—977.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б. и др. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. 196 с.

Спрыгин И. И. Материалы к описанию степи около деревни Поперечной Пензенского уезда и заповедного участка на ней // Работы по изучению Пензенских заповедников. Вып. 1. Пенза, 1923. 45 с.

Спрыгин И. И. Материалы к познанию растительности Среднего Поволжья. М., 1986. 512 с.

Ткаченко В. С., Дидух Я. П., Генов А. П. Украинский природный степной заповедник. Киев, 1998. 280 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 198 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.

SUMMARY

A characteristic feature of the Middle Volga region is distinctive woodland whose stand is formed by species that typically dominate undergrowth, e. g. European bird cherry (*Padus avium*) and Tatarian maple (*Acer tataricum*). The woodland communities are analyzed on the basis of vegetation study in 1990—2007. A classification of the plant communities based on the ecologo-phytocoenological approach is elaborated. The 2 plant formations and 7 associations are distinguished on the basis of species dominance in the each layer and the combination of ecological-phytocoenotic group of correlated species. Characteristics of the woodland communities are given.

УДК 582.4/.9—18 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 8

© Г. К. Зверева

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК ФЕСТУКОИДНЫХ ЗЛАКОВ (*POACEAE*) И ЕЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

G. K. ZVEREVA. SPATIAL ORGANIZATION OF THE LEAF BLADE MESOPHYLL IN FESTUCOID GRASSES (*POACEAE*) AND ITS ECOLOGICAL SIGNIFICANCE

Новосибирский государственный педагогический университет
630126 Новосибирск, ул. Вилюйская, 28
Факс (383) 244-02-97
E-mail: labsp@ngs.ru
Поступила 01.04.2008
Окончательный вариант получен 05.03.2009

Изучено строение мезофилла листовых пластинок фестукоидного типа у 47 видов злаков (*Poaceae)*, произрастающих в разных природно-климатических зонах Сибири. Предложена система расположения клеток мезофилла в пространстве листа, при этом упорядочена классификация клеток хлоренхимы. Выявлены три группы ассимиляционных клеток, которые, располагаясь своими наибольшими поверхностями во взаимно перпендикулярных направлениях, создают структурную основу мезофилла. Более четко это проявляется у видов растений, в листьях которых имеются клетки сложной формы. Особенности развития этих групп клеток в листовых пластинках фестукоидных злаков во многом обусловливают возможности их произрастания в определенных экологических условиях.

Ключевые слова: *Poaceae*, мезофилл, ячеистые клетки, лопастные клетки, дольчатые клетки, пространственная организация мезофилла.

При выделении типов анатомических структур листовых пластинок злаков основное внимание уделялось таким признакам, как наличие или отсутствие механической, паренхимной и специализированной обкладок вокруг проводящих пучков, а также степени упорядоченности в расположении клеток мезофилла (Авдулов, 1931; Николаевский, 1972; Prat,1936; Brown, 1958). Выделялось от 2 до 6 типов анатомического строения листьев, одним из которых был фестукоидный. Так, согласно классификации Брауна (Brown, 1958), у этого типа структуры листа наблюдается хорошее развитие обкладки вокруг проводящих пучков из клеток склеренхимы и относительно слабое — из клеток паренхимы. В более широком понимании В. Г. Николаевского (1972), фестукоидный тип строения листа отличается наличием двух обкладок вокруг проводящих пучков — склеренхимной и паренхимной и характерен для злаков подсемейств *Bambusoideae*, *Oryzoideae, Pooideae* и *Arundinoideae.* В мезофилле обычно отмечалось гомогенное или диффузное распределение клеток хлоренхимы и отсутствие их радиальной ориентации вблизи сосудисто-волокнистых пучков. Вместе с тем при более детальном изучении ассимиляционной ткани выявлялась та или иная степень дифференциации клеток мезофилла на палисадные и губчатые (Имс, Мак Даниэльс, 1935; Николаевский, 1970; Венжик, Николаевская, 2001, и др.), а также наряду с простыми клетками наблюдались специализированные и сложные разветвленные клетки (лопастные, дольчатые, ячеистые) (Березина, Корчагин, 1987; Иванова, Пьянков, 2002; Haberlandt, 1928; Metcalfe, 1960; Tuan, 1962; Chonan, 1965,1970; Parker, Ford,1982; Sasahara, 1982, и др.). Нами было выявлено широкое распространение ячеистых клеток в мезофилле листовых пластинок дикорастущих злаков, причем наряду с ячеистыми клетками у многих видов встречались и более разнообразные по форме сложные клетки (Зверева, 2007а, б).

Таким образом, в мезофилле листьев фестукоидных злаков обнаружены клетки разнообразных очертаний, но при этом отсутствуют сведения о системе их расположения и степени развитости тех или иных форм у растений разных местообитаний.

Задачей данного исследования явилось выявление общих закономерностей и экологических особенностей в расположении клеток мезофилла в листовых пластинках фестукоидных злаков.

Материал и методика

Клеточная организация ассимиляционной ткани в листовых пластинках фестукоидного типа изучена у 47 видов растений сем. *Poaceae*, произрастающих в разных природно-климатических зонах Сибири и относящихся к 29 родам. Выделяли экологические группы растений по отношению к водному режиму мест обитания. При этом *Phragmites australis* и *Calamagrostis salina* из-за ксероморфного строения листа мы рассматривали в группе ксерофитов, несмотря на их произрастание в увлажненных местообитаниях (табл. 1).

Исследовали анатомическое строение завершивших рост листьев из средней части генеративных побегов злаков, находящихся в состоянии колошения-цветения. Конфигурацию клеток изучали на мацерированных давленых препаратах (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах свежих и фиксированных в смеси Гаммалунда (смесь концентрированного раствора медного купороса, формалина и воды) листовых пластинок при увеличении в 600—1350 раз. Размеры клеток определяли под микроскопом МББ-1АУ с

ТАБЛИЦА 1

Изученные виды дикорастущих и культурных растений сем. *Poaceae*

Экологическая группа	Виды
Гигрофиты	*Alopecurus aequalis* Sobol. (I),* *Beckmannia syzigachne* (Steudel) Fern. (I)
Гигромезофиты	*Alopecurus pratensis* L. (V), *Agrostis tenuis* Sibth. (I), *A. stolonifera* L. (I), *Calamagrostis langsdorfii* (Link) Trin. (VI), *Festuca gigantea* (L.) Villar (VI), *Hierochloe odorata* (L.) Beauv. (I), *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link (V), *Melica nutans* L. (VI), *Trisetum sibiricum* Rupr. (I)
Мезофиты	*Agrostis gigantea* Roth (I), *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. (V), *Bromopsis inermis* (Leysser) Holub (I), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (I), *Dactylis glomerata* L. (I), *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (V), *Elytrigia repens* (L.) Nevski (I), *Festuca pratensis* Hudson (I), *Helictotrichon pubescens* (Hudson) Pilg. (I), *Hordeum jubatum* L. (III), *Poa angustifolia* L. (I)
	Avena sativa L. (сорт СИР 4) (I), *Hordeum sativum* L. (сорт Новосибирский 80) (I), *Secale cereale* L. (сорт Крупнозерная) (I), *Triticum aestivum* L. (сорт Новосибирская 89) (I)
Ксеромезофиты	*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (I), *Elymus sibiricus* L. (VII), *Phleum phleoides* (L.) Karsten (I)
Ксерофиты	*Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski (II), *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. (VII), *A. kazachstanicum* (Tzvelev) Peschova (II), *Calamagrostis salina* Tzvelev (VII), *Festuca pseudosulcata* Drobov (IV), *F. pseudovina* Hackel ex Wiesb. (I), *F. valesiaca* Gaudin (II), *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski (I), *Koeleria cristata* (L.) Pers. (II), *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev (VII), *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel (I), *Poa attenuata* Trin. (II), *Psathyrostachys juncea* (Fischer) Nevski (V), *Puccinellia hauptiana* V. Krecz. (III), *P. macranthera* Krecz. (VII), *Stipa krylovii* Roshev. (II), *S. pennata* L. (II), *S. zalesskii* Wilensky (II)

Примечание. * — место сбора: I — Приобская лесостепь, Новосибирская область; II — Улуг-Хемская степная котловина, Центральная Тува; III — Барабинская низменность, Новосибирская обл.; IV — Уйбатская степь, Хакасия; V — Центральный Алтай, Республика Алтай; VI — Берег Телецкого озера, Северо-Восточный Алтай, Республика Алтай; VII — Загустайская низменность Гусиноозерской котловины, Западное Забайкалье, Бурятия.

помощью шкалы окуляр-микрометра. Данные пересчитывались в микрометры (мкм).

Названия видов растений приведены по С. К. Черепанову (1995) и Конспекту флоры... (2005).

Результаты исследований

Для фестукоидного типа листа характерно наличие вокруг проводящих пучков двух обкладок: наружной (паренхимной) и внутренней (механической или местомной), при этом паренхимная обкладка не всегда четко выражена (Николаевский, 1972).

У исследованных нами видов клетки обкладки вытянуты вдоль проводящего пучка, их длина в среднем в 3—5 раз превышает ширину (табл. 2). Наиболее крупные клетки расположены в центре листа, в верхней и нижней частях проводящего пучка они более узкие. Длина клеток обкладок отличается большей изменчивостью по сравнению с шириной. В целом существенных различий между экологическими группами злаков по размерам клеток паренхимной обкладки не наблюдалось. Вместе с тем наиболее широкие клетки обкладки отмечались у *Phragmites australis* и *Calamagrostis salina,* а наиболее узкие — у ковылей, степных овсяниц и *Helictotrichon desertorum.*

ТАБЛИЦА 2

Размеры клеток паренхимной обкладки на продольных срезах листовых пластинок фестукоидных злаков

Экологическая группа	Длина	Ширина
	$\frac{x}{lim}$, мкм	$\frac{x}{lim}$, мкм
Гигрофиты	76.0 41.7 − 150.3	23.7 10.0 − 36.7
Гигромезофиты	69.7 28.4 − 133.6	15.7 10.0 − 21.7
Мезофиты	76.6 33.4 − 162.0	17.3 8.4 − 28.4
Ксеромезофиты	80.0 55.1 − 106.9	18.2 15.0 − 25.0
Ксерофиты	67.0 30.1 − 195.4	14.7 8.4 − 28.8

Примечание. x — среднее статистическая величина; lim — пределы изменения показателя.

Основные типы ассимиляционных клеток можно выделить по особенностям их проекций на разных срезах листа (рис. 1—3). Клетки вытянутой или округлой формы без выраженных выростов или складок мы относим к простым, клетки более сложных форм, отличающиеся разветвленностью оболочек, — к сложным. Среди простых клеток нами обнаружена группа более крупных клеток, располагающихся во внутренних слоях мезофилла и отличающихся овальными или извилистыми очертаниями.

У многих видов злаков мезофилл листовых пластинок состоит преимущественно из простых клеток, сложные клетки единичны (*Achnatherum splendens, Helictotrichon pubescens, Festuca pratensis, F. pseudovina, F. pseudosulcata, F. valesiaca, Koeleria cristata, Phleum phleoides, Poa angustifolia, P. attenuata, Puccinellia hauptiana, P. macranthera*). Так, у *Achnatherum splendens,* представителей родов *Festuca* и *Puc-*

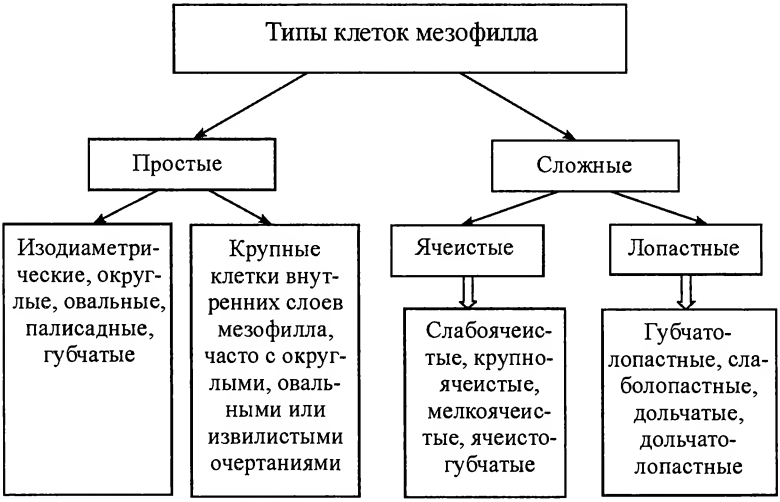

Типы клеток мезофилла
Простые
Сложные
Изодиаметрические, округлые, овальные, палисадные, губчатые
Крупные клетки внутренних слоев мезофилла, часто с округлыми, овальными или извилистыми очертаниями
Ячеистые
Лопастные
Слабоячеистые, крупноячеистые, мелкоячеистые, ячеисто-губчатые
Губчато-лопастные, слаболопастные, дольчатые, дольчато-лопастные

Рис. 1. Типы и формы проекций клеток мезофилла листьев у фестукоидных злаков.

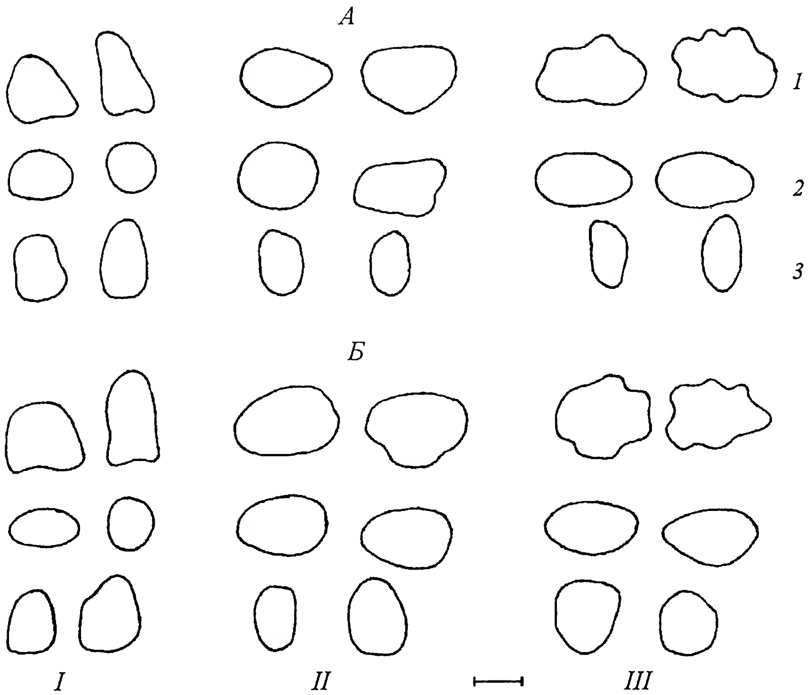


Рис. 2. Проекции ассимиляционных клеток листовых пластинок у фестукоидных злаков с простыми клетками мезофилла.

Виды: *А* — *Phleum phleoides*, *Б* — *Poa angustifolia*. Расположение клеток: *I* — первый ряд у абаксиальной эпидермы, *II* — группа крупных клеток без извилистых очертаний, *III* — срединные клетки. Срез: *1* — поперечный, *2* — тангентальный, *3* — продольный боковой.

cinellia можно говорить о наличии палисадных клеток, расположенных в один или несколько рядов у абаксиальной эпидермы, у *Helictotrichon pubescens* имеются губчатые клетки в срединной части листа.

Сложные клетки представлены ячеистыми и лопастными. Ячеистые клетки состоят из секций или клеточных ячеек по терминологии О. В. Березиной и Ю. Ю. Корчагина (1987), напоминающих палисадные клетки и соединенные между собой узкими мостиками (рис. 3, *а*). Они различаются по размерам, степени выраженности и числу эллипсоидных звеньев. Среди ячеистых клеток можно выделить ячеисто-губчатые, к которым мы относим формы с выраженной периодичностью ячеек, сочетающихся с элементами губчатости. Лопастные клетки более разнообразны по форме, для них характерны многочисленные округлые или овальные выросты (рис. 3, *б*). При этом длина выростов может быть меньше или приближаться к ширине (лопастные клетки) или же значительно превышать ширину (дольчатые клетки) (Иванова, Пьянков, 2002). Здесь также возможны промежуточные формы, сочетающие хорошо выраженные лопастные выросты и губчатые очертания.

Сложные ячеистые клетки имеются в мезофилле листьев у большинства изученных видов. Так, у представителей родов *Agrostis, Alopecurus, Beckmannia, Brachypodium, Dactylis, Deschampsia, Hierochloë, Melica* и *Trisetum* их немного и часто они слабо выражены. Многочисленные и хорошо развитые ячеистые клетки наблюдаются в мезофилле *Bromopsis inermis, Elytrigia repens, Elymus sibiricus, Helictotrichon desertorum, Leymus chinensis, Phragmites australis, Psathyrostachys juncea,* а также у видов родов *Agropyron, Calamagrostis, Hordeum, Stipa* и культурных злаков.

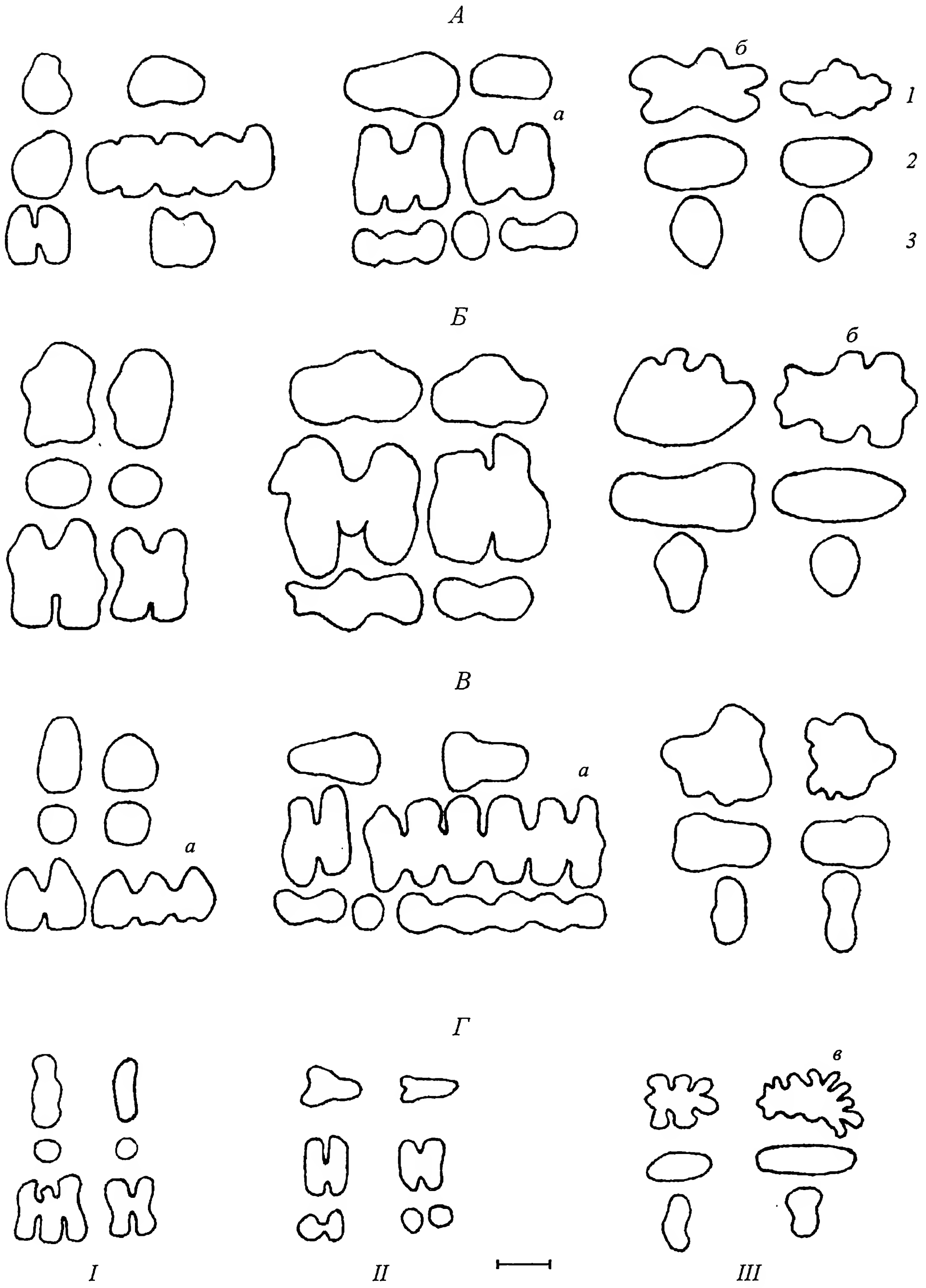


Рис. 3. Проекции ассимиляционных клеток листовых пластинок у фестукоидных злаков со сложноорганизованным мезофиллом.

Виды: *А* — *Calamagrostis langsdorfii*, *Б* — *Bromopsis inermis*, *В* — *Agropyron cristatum*, *Г* — *Phragmites australis*. Расположение клеток: *I* — первый ряд у абаксиальной эпидермы, *II* — группа сложных клеток, ориентированных параллельно абаксиальной эпидерме, *III* — срединные клетки. Клетка: *а* — ячеистая, *б* — лопастная, *в* — дольчатая. Масштабная линейка — 17 мкм. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

В мезофилле листовых пластинок злаков клетки расположены в трех взаимно перпендикулярных направлениях, в каждом из которых в зависимости от сложности структурной организации ассимиляционная ткань может быть представлена как простыми, так и сложными формами клеток (рис. 2, 3).

Ячеистые клетки расположены вдоль листа и образуют две группы, первая из которых ориентирована своей продольной осью перпендикулярно листовой поверхности и расположена в один или два ряда под абаксиальной эпидермой, а также у адаксиальной эпидермы в области проводящих пучков и иногда под моторными клетками. Ячеистые клетки второй группы располагаются также вдоль листа, в основном в срединной его части, и ориентированы перпендикулярно по отношению к первой группе клеток и параллельно — к нижней поверхности листа. Часто они более разнообразны по конфигурации и отличаются более крупными размерами.

У видов злаков, хлоренхима листьев которых состоит в подавляющем большинстве из простых клеток, первая группа клеток представлена в основном более или менее выраженными палисадными, а вторая — более крупными округлыми или губчатыми клетками.

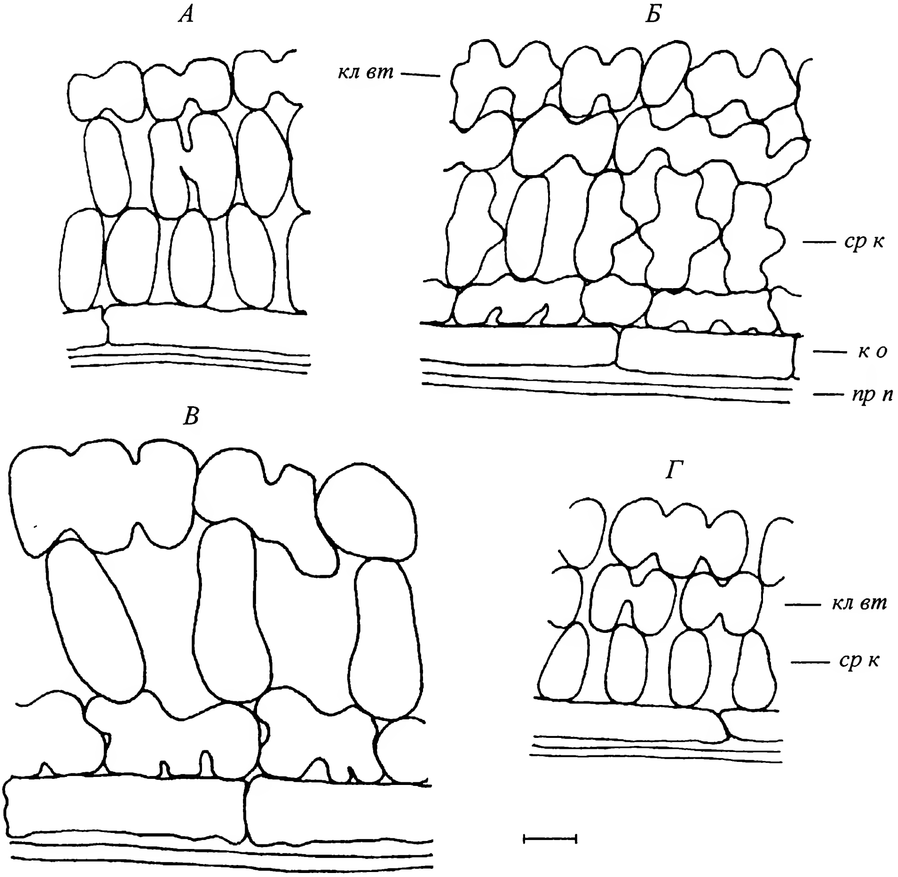


Рис. 4. Расположение клеток второй и третьей групп на тангентальных срезах листовых пластинок фестукоидных злаков разных экологических групп.

Виды: *А* — *Alopecurus aequalis*, *Б* — *Melica nutans*, *В* — *Bromopsis inermis*, *Г* — *Stipa pennata*. *к о* — клетки паренхимной обкладки, *пр п* — проводящий пучок, *кл вт* — клетки второй группы, *ср к* — клетки третьей группы (срединные). Масштабная линейка — 17 мкм.

Третью группу клеток представляют расположенные в глубине мезофилла и чаще около сосудисто-волокнистых пучков сложные лопастные клетки (рис. 2, *III*, 3, *III*). К этой группе можно отнести также более крупные, преимущественно вытянутые клетки, иногда с извилистыми очертаниями или частично развитой слабой лопастистостью. Общим для них является то, что они имеют наибольшую площадь проекций и весьма разнообразные формы на поперечных срезах, а на тангентальных сечениях листа выглядят как более или менее широкие овалы. Эту группу клеток мы будем называть срединными клетками.

Таким образом, первая и вторая группы клеток расположены вдоль листа, а третья — поперек, во многом характеризуя его толщину. Взаиморасположение срединных клеток и ячеистых клеток второй группы образует основную систему межклетников в центре листа (рис. 4). Располагаясь во взаимно перпендикулярных направлениях, эти три группы клеток создают основу структуры мезофилла фестукоидных злаков, что особенно четко проявляется в листьях с хорошо развитыми клетками сложной формы (рис. 5).

Злаки разных экологических групп отличаются по степени развития и размерам той или иной группы клеток в листьях, при этом возможности их произрастания в определенных местообитаниях зависят также и от расположения ассимиляционных клеток относительно эпидермы.

Наиболее равномерно все группы представлены у мезофитов, у гигрофитов и гигромезофитов мезофилл в основном состоит из ячеистых клеток, ориентированных параллельно поверхности листа, а у ксерофитов более развиты ячеистые клетки, расположенные перпендикулярно к ней. Наиболее крупные клетки и клеточные ячейки у абаксиальной эпидермы отмечались у гигромезофитов и мезофитов, особенно у культурных злаков, наиболее мелкие формы были характерны для ксерофитов (табл. 3).

Срединные клетки имеются в мезофилле у всех видов злаков, независимо от наличия в нем простых или сложных ячеистых клеток, при этом у растений разных экологических групп они различаются по форме и размерам.

Наиболее разнообразные и многочисленные срединные клетки дольчатых и дольчато-лопастных очертаний встречаются у *Phragmites australis* и *Calamagrostis*

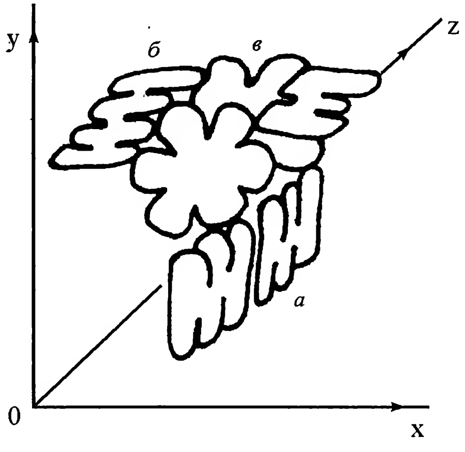


Рис. 5. Схема расположения сложных клеток в листовых пластинках фестукоидных злаков.

Ячеистые клетки: *а* — первой группы, *б* — второй группы, *в* — срединные клетки. Оси: 0x — ширина листа, 0y — толщина листа, 0z — длина листа.

ТАБЛИЦА 3

Размеры клеток мезофилла листовых пластинок злаков, мкм

Экологическая группа	Размеры		
	высота	ширина	длина
Клетки и клеточные ячейки (первый ряд у абаксиальной эпидермы)			
Гигрофиты	$\frac{15.2-18.7}{17.0}$	$\frac{16.5-24.0}{20.2}$	$\frac{20.1-32.1}{26.1}$
Гигромезофиты	$\frac{15.2-40.4}{24.6}$	$\frac{16.2-28.9}{21.7}$	$\frac{16.8-40.9}{28.4}$
Мезофиты	$\frac{16.9-48.8}{29.3}$	$\frac{13.7-27.3}{20.6}$	$\frac{11.9-29.7}{17.7}$
Ксеромезофиты	$\frac{23.0-28.6}{26.6}$	$\frac{17.4-22.2}{19.6}$	$\frac{13.5-18.9}{16.7}$
Ксерофиты	$\frac{15.9-33.7}{22.7}$	$\frac{9.0-22.0}{14.2}$	$\frac{8.6-18.8}{12.2}$
Срединные клетки у проводящего пучка (2—4 слой от абаксиальной эпидермы)			
Гигрофиты	$\frac{16.4-17.5}{17.0}$	$\frac{28.4-35.7}{31.7}$	$\frac{15.9-19.7}{17.8}$
Гигромезофиты	$\frac{15.7-41.8}{23.0}$	$\frac{26.1-56.1}{39.8}$	$\frac{15.0-27.0}{20.3}$
Мезофиты	$\frac{11.8-35.7}{24.0}$	$\frac{23.9-51.8}{37.2}$	$\frac{14.2-25.1}{19.7}$
Ксеромезофиты	$\frac{23.2-27.2}{24.8}$	$\frac{36.7-41.4}{39.2}$	$\frac{17.5-22.2}{19.6}$
Ксерофиты	$\frac{13.7-31.6}{19.1}$	$\frac{16.5-50.8}{27.1}$	$\frac{13.4-26.7}{16.7}$

Примечание. Высота и ширина определены на поперечном срезе, длина — на тангентальном срезе. В числителе показаны пределы изменения средних величин для отдельных видов, в знаменателе — среднее значение.

salina, произрастающих в увлажненных местообитаниях, но отличающихся ксероморфной организацией мезофилла листьев. Такие клетки имели место также и у *Beckmannia syzigachne* и *Secale cereale*.

Хорошо выраженные лопастные клетки наблюдаются у гигрофитов и большей части гигромезофитов. Среди мезофитов они развиты у *Bromopsis inermis, Dactylis glomerata, Deschampsia cespitosa* и особенно у культурных злаков. Основная масса срединных клеток у многих гигромезофитов, мезофитов и ксеромезофитов представлена слаболопастными, губчато-лопастными и губчатыми формами. Здесь отметим, что многочисленные лопастные клетки также наблюдались на поперечных срезах листьев *Oryza sativa* L., при этом на тангентальных срезах они имели уплощенную форму и были плотно упакованы (Бурундукова и др., 2003).

У некоторых мезофитов и большинства ксерофитов срединные клетки отличались более крупными размерами, но практически не имели извилистых очертаний. Слаболопастные и губчато-лопастные клетки среди ксерофитов встречались у *Leymus chinensis* и у видов рода *Agropyron*, и лишь у *Psathyrostachys juncea* имелись хорошо выраженные лопастные клетки. Наиболее узкие срединные клетки были характерны для ксерофитов.

Мезофилл в листе злаков сосредоточен между сосудисто-волокнистыми пучками, которые, располагаясь параллельно, образуют более или менее повторяющиеся фрагменты (часть листа между центрами больших проводящих пучков). Форма, размеры и пространственная ориентация клеток мезофилла во многом зависят от их положения во фрагменте и экологических особенностей вида. Так, клетки первого ряда у абаксиальной эпидермы на поперечных срезах более вытянуты у проводящих пучков, с удалением от них они становятся шире и часто более округлы. На парадермальных срезах их проекции располагаются параллельными рядами относительно сосудисто-волокнистых пучков, по мере приближения к середине фрагмента клетки укрупняются и увеличиваются межклетники.

У ксерофитов и большей части мезофитов эти проекции выглядят как круги или овалы, что свидетельствует об имеющейся более или менее развитой палисадной ткани, образованной простыми вытянутыми клетками или клеточными ячейками (рис. 6). Отметим, что у злаков засушливых мест клетки сомкнуты плотнее и гораздо меньше отличаются по размерам.

У многих гигрофитов, теневых гигромезофитов и некоторых мезофитов отдельные ряды проекций на продольных срезах дифференцированы из-за чередования

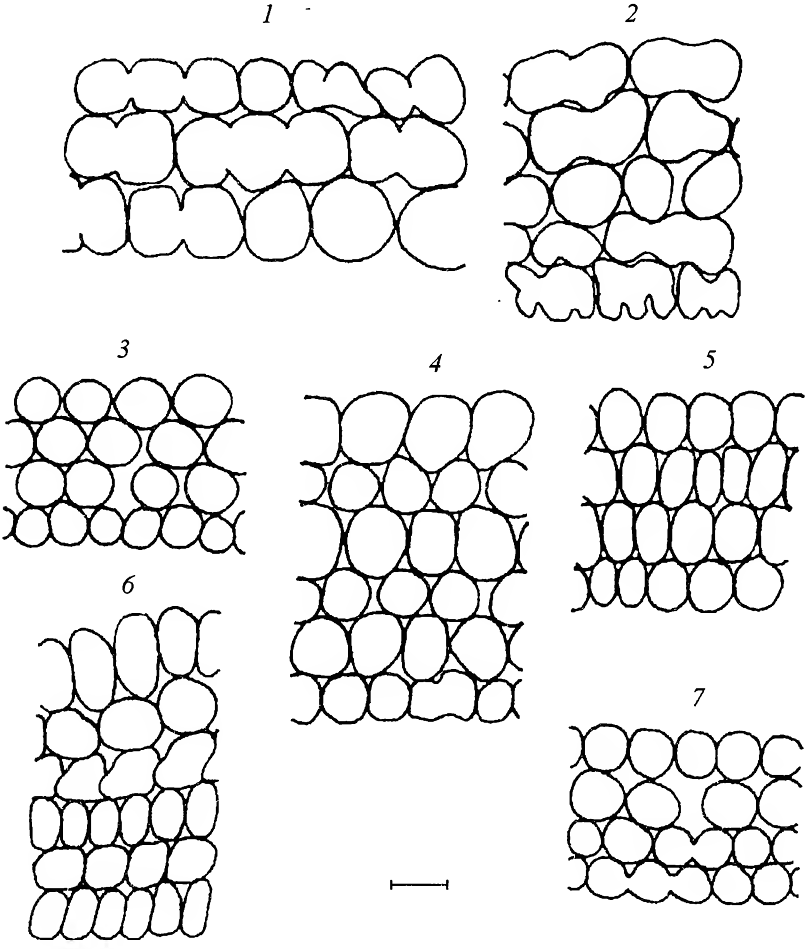


Рис. 6. Проекции клеток мезофилла первого ряда у абаксиальной эпидермы на парадермальных срезах листовых пластинок фестукоидных злаков.

Виды: *1* — *Beckmannia syzigachne*, *2* — *Agrostis stolonifera*, *3* — *Calamagrostis epigeios*, *4* — *Dactylis glomerata*, *5* — *Puccinellia macranthera*, *6* — *Poa angustifolia*, *7* — *Stipa pennata*. Масштабная линейка — 17 мкм.

округлых, овальных, вытянутых и ячеистых форм (рис. 6, *1, 2, 6*), что в целом подтверждает неоднородность клеток по форме и расположению относительно нижней эпидермы. При этом ячеистые клетки ориентированы к ней своей наибольшей поверхностью. У *Calamagrostis langsdorfii* и *Elymus sibiricus* наблюдалось сочетание рядов ячеистых клеток, расположенных своими секциями как параллельно, так и перпендикулярно листовой поверхности.

Заключение

В мезофилле листовых пластинок фестукоидных злаков можно выделить три группы клеток, ориентированных своими наибольшими поверхностями в пространстве листа во взаимно перпендикулярных направлениях и создающих основу структуры ассимиляционной ткани. Особенно четко это проявляется в листьях растений со сложно организованным мезофиллом.

Первая группа представлена простыми, напоминающими палисадные, и сложными ячеистыми клетками, расположенными своими секциями вдоль листа и перпендикулярно к абаксиальной эпидерме. Вторая группа клеток состоит из более разнообразных по форме простых и ячеистых клеток, расположенных своими ячейками также вдоль листовой пластинки, но ориентированных параллельно нижней поверхности листа. Третья группа клеток, названная нами срединными, отличается в основном крупными размерами и весьма разнообразными очертаниями на поперечных срезах — от округлых, овальных или губчатых простых форм до хорошо выраженных сложных лопастных и дольчатых клеток. Наиболее равномерное развитие всех групп ассимиляционных клеток наблюдается у луговых мезофитов, у ксерофитов более развиты клетки первой группы, а у гигрофитов и гигромезофитов — клетки второй группы.

По аналогии с листьями двудольных растений у злаков роль палисадного мезофилла выполняют клетки первой группы, а губчатую ткань образуют срединные клетки и клетки второй группы.

Отметим также, что у злаков со сложноорганизованным мезофиллом с усилением аридности их местообитаний отмечается тенденция к упрощению формы срединных клеток и увеличению встречаемости ячеистых клеток второй группы. У растений увлажненных мест срединные клетки более разнообразны по форме, но особенно четко это проявляется у видов, сочетающих черты гигро-, ксеро- и галоморфизма. Так, у *Phragmites australis* и *Calamagrostis salina* клетки второй группы очень редки, но наблюдается огромное разнообразие лопастных и дольчатых клеток, которые на тангентальных срезах выглядят как палисадные.

Полученные данные о характере организации первого ряда клеток хлоренхимы у абаксиальной эпидермы показали, что их форма и размеры во многом определяются удаленностью от сосудисто-волокнистых пучков, при этом проявляются также экологические особенности вида.

Таким образом, изучение структурной организации мезофилла фестукоидных злаков свидетельствует об упорядоченности расположения ассимиляционных клеток в их листьях, отличной от таковой в листьях двудольных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдулов Н. П. Кариосистематическое исследование семейства злаков. Л., 1931. 428 с.

Березина О. В., Корчагин Ю. Ю. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 535—541.

Бурундукова О. Л., Журавлев Ю. Н., Солопов Н. В., Пьянков В. И. Методика расчета объема и площади поверхности клеток мезофилла риса // Физиол. раст. 2003. Т. 50. № 1. С. 144—150.

Венжик Ю. В., Николаевская Т. С. Структурные особенности мезофилла листа *Festuca pratensis* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 10. С. 52—55.

Зверева Г. К. Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков // Бот. журн. 2007а. Т. 92. № 7. С. 997—1011.

Зверева Г. К. Анатомическое исследование мезофилла листьев *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Матер. Междунар. конф. Владивосток, 2007б. С. 190—193.

Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиол. раст. 2002. Т. 49. № 3. С. 467—480.

Имс А. Д., Мак Даниэльс. Введение в анатомию растений. М.; Л., 1935. 331с.

Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения. Новосибирск, 2005. 362 с.

Николаевский В. Г. Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1442—1449.

Николаевский В. Г. О типах структуры листа у злаков // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 313—321.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Brown W. V. Leaf anatomy in grass systematics // Bot. Gaz. 1958. Vol. 119. N 3. P. 170—178.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // Tohoku J. Agric. Res. 1965. Vol. 16. N 1. P. 1—12.

Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 5. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops // Proc. Crop. Sci. Japan. 1970. Vol. 39. P. 418—425.

Haberlantd G. Physiological plant anatomy. London, 1928. 777 p.

Metcalfe C. R. Anatomy of the monocotyledons. I. *Gramineae*. Oxford, 1960. 731 p.

Parker M. L., Ford M. A. The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species //Ann. Bot. 1982. Vol. 49. N 2. P. 165—176.

Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. N 2. P. 186—194.

Prat H. La systematique des Graminees // Ann. Sci. Nat. Bot. 1936. Ser. 10. N 18. P. 165—258.

Sasahara T. Influence of Genome on Leaf Anatomy of *Triticum* and *Aegilops* // Ann. Bot. 1982. Vol. 50. N 4. P. 491—497.

Tuan H. C. Studies on the leaf cells of wheat. I. Morphology of the mesophyll cells // Acta Bot. Sin. 1962. Vol. 10. N 4. P. 291—297.

SUMMARY

Cell organization of the leaf blade mesophyll was studied in 47 species of festucoid grasses (*Poaceae*) distributed in different natural and climate conditions of Siberia. A system of mesophyll cell arrangement in leaf blade space is suggested, a classification of cell chlorenchyma is ordered. Three groups of assimilatory cells are revealed in the leaf mesophyll of the festucoid grasses, which are arranged in mutually perpendicular directions to make the structural basis of the mesophyll. This manifests more distinctly in plant species with complex cellulate and lobed cells in leaves. The structure of each group includes both simple and complex cells. Features of development of these groups of cells in leaf blades of festucoid grasses define largely the possibilities of their growth in certain ecological conditions.

УДК 581.132 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 8

© Т. К. Головко, И. В. Далькэ, Г. Н. Табаленкова, Е. В. Гармаш

ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

T. K. GOLOVKO, I. V. DALKE, G. N. TABALENKOVA, E. V. GARMASH.

RESPIRATION OF THE SUBPOLAR URAL PLANTS

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс (8212) 24-01-63
E-mail: t_golovko@ib.komisc.ru
Поступила 29.05.2008
Окончательный вариант получен 05.03.2009

Исследовали дыхание листьев 45 видов растений, произрастающих на Приполярном Урале в районе верхнего течения р. Кожим (национальный парк «Югыд-Ва»). Выявили, что дыхательная активность листьев варьирует в зависимости от вида и жизненной формы. Наиболее сильно видовые различия были выражены среди травянистых растений, но в целом они дышали интенсивнее древесных и полудревесных видов. Растения разных широтных групп характеризовались близкими величинами дыхания. Средняя интенсивность дыхания растений в группах, включающих представителей арктоальпийской, гипоарктической и бореальной флор, составляла около 1.8 мг $CO_2/г_{сухой\ массы} \cdot$ ч. при 18—20 °C. Установлено, что видовая вариабельность дыхания растений и различия в дыхательной активности травянистых и древесных жизненных форм обусловлены их азотным статусом. Среднесуточные затраты дыхательного субстрата на поддержание функциональной активности листьев растений природной флоры Приполярного Урала эквивалентны 1.5 % от их биомассы, что сопоставимо с растениями умеренной зоны.

Ключевые слова: дыхание, азот, углеводы, виды растений, жизненная форма, географический элемент, Приполярный Урал.

Изучение функциональных свойств дикорастущих видов существенно расширяет представления о разнообразии растительного мира, позволяет прогнозировать поведение растений при изменении условий обитания. Дыхание — ключевой процесс жизнедеятельности, отражающий уровень метаболической активности. Соответствие метаболизма климату считается одним из основных факторов, обусловливающих географическое распространение видов. Поэтому изучение дыхания как процесса, вносящего существенный вклад в энергетику и углеродный баланс растительного организма, необходимо для выявления общих закономерностей функционирования и адаптации растений в разных ботанико-географических зонах (Семихатова, 1998, 2000; Семихатова и др., 2007). Наибольший интерес в этом отношении вызывают виды, ареал которых охватывает районы с крайне неблагоприятными для роста и развития условиями (тундра, высокогорья, пустыни и др.).

Благодаря многолетним эколого-физиологическим исследованиям получены сравнительные данные о дыхании цветковых растений на о-ве Врангеля (71° с. ш.), Кольском п-ове (68° с. ш.) и в Ленинградской обл. (60° с. ш.) (Семихатова и др., 1976; Иванова, Васьковский, 1976; Иванова и др., 1983, 1989; Лукьянова и др., 1986). Установлено, что растения высоких широт способны дышать при 10—15 °C с такой же скоростью, что и растения умеренной зоны при 20 °C (Semikhatova et al., 1992). По мнению авторов, это является компенсаторной реакцией на снижение средней температуры и сокращение продолжительности активной вегетации.

При сопоставлении растений природной флоры по дыхательной активности важно учитывать, что этот показатель сильно зависит от морфолого-биохимических свойств, функциональной пластичности, жизненной формы и экологической стратегии видов (Семихатова, Николаева, 1996; Семихатова, 2002; Chapin et al., 1987; Lambers et al., 1998; Larcher, 2003). Известно, что значительная часть образуемых в клеточном дыхании метаболитов и энергии расходуется на поглощение и включение азота в биомассу, поддержание белкового обмена (Головко, 1999). В арктических экосистемах, где ресурсы азота и его доступность для растений весьма ограничены, дефицит азота лимитирует рост и распространение растений не меньше, чем пониженные температуры (Chapin et al., 1987). Однако данные о связи дыхания с содержанием азота в биомассе для дикорастущих видов немногочисленны (Poorter et al., 1990; Lambers et al., 1998; Reich et al., 1998; Burton et al., 2002; Larcher, 2003), а для растений природной флоры Севера единичны (Golovko, 2004; Семихатова и др., 2007).

Целью работы было изучение дыхания растений Приполярного Урала в связи с их азотным статусом, жизненной формой и принадлежностью к группам широтных ареалов.

Наш интерес к флоре Приполярного Урала обусловлен ее горной спецификой и суровыми условиями обитания растений. Район исследований — бассейн верхнего течения р. Кожим (65° с. ш., 61° в. д.) — расположен в подзоне крайнесеверной тайги (Юдин, 1954), входит в состав национального парка «Югыд-Ва». Характеризуется суровостью климата и его резкой континентальностью, что обусловлено вторжением холодных арктических масс воздуха. Вегетационный период здесь длится примерно 60 дней, а средняя температура самого теплого месяца июля около +10 °С. В период активной вегетации возможны значительные суточные перепады температуры. Основной тип растительности представлен горными лесами, которые распространены до высоты примерно 500 м над ур. м. (Дегтева, Мартыненко, 2000; Мартыненко, Дегтева, 2003). Выше они сменяются ерниковыми и мохово-лишайниковыми горными тундрами. Уровень видового разнообразия в локальной флоре бассейна р. Кожим сравнительно невелик и включает 371 вид. В растительном покрове присутствуют виды бореальной флоры (39.6 %), значительная часть флоры представлена арктоальпийским элементом (24.0 %), гипоарктические виды составляют 15.0 %, арктические — 12.1 %.

Материал и методика

В первой половине июля 2002 и 2003 гг. нами были получены данные о дыхательной способности 45 видов растений Приполярного Урала (табл. 1), обитающих на высоте от 400 до 1100 м над ур. м. Среди них виды арктоальпийской и гипоарктической флор составили более половины (52 %). Около 40 % видов относятся к бореальной группе. Арктический элемент был представлен всего двумя видами (*Hedisarum arcticum* и *Artemisia tilesii*). По классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962), большинство видов (70 %) принадлежит группе многолетних трав (Т), остальные виды представлены древесными (Д, деревья) и полудревесными формами (К-К, кустарники; К-ЧЕК, кустарнички). Травянистые растения чаще приурочены к прирусловым луговинам и бечевникам, скальным обнажениям, кустарники и кустарнички обитают в предгорных и горных лесах, горных тундрах.

Дыхательную способность (ДС) растений принято характеризовать по скорости поглощения O_2 и/или выделения CO_2 листьями при постоянной, близкой к оптимальной температуре (Семихатова, 2000). Образцы листьев для изучения ДС отбирали с 20—30 хорошо развитых растений в 5—6-кратной биологической повторности. Большинство травянистых видов находилось в фазе цветения. Сырая масса образца составляла в среднем 1—2 г. Образцы сразу же после сбора заключали в термостатируемую камеру. Измерение скорости выделения CO_2 проводили при 18—20 °С ИК-газоанализатором LI-7000 (США), подключенным по дифферен-

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав растений, исследованных на Приполярном Урале

№	Вид	Жизненная форма	Широтная группа
1	*Achillea nigrescens*	Т	Б
2	*Alchemilla* sp.	Т	Б
3	*Amoria repens*	Т	Б
4	*Arctous alpina*	К-ЧЕК	А + АА
5	*Artemisia tilesii*	Т	А + АА
6	*Asplenium viride*	Т	Б
7	*Astragalus frigidus*	Т	ГИП
8	*A. norvegicus*	Т	А + АА
9	*Athyrium distentifolium*	Т	Б
10	*Atragene sibirica*	К-ЧЕК	Б
11	*Bartsia alpina*	Т	А + АА
12	*Betula nana*	К-К	ГИП
13	*Chamaenerion latifolium*	Т	А + АА
14	*Cystopteris dickieana*	Т	А + АА
15	*Diapensia lapponica*	Т	А + АА
16	*Empetrum hermaphroditum*	К-ЧЕК	ГИП
17	*Geranium albiflorum*	Т	ГИП
18	*G. sylvaticum*	Т	Б
19	*Hedysarum arcticum*	Т	А + АА
20	*Larix sibirica*	Д	Б
21	*Ledum decumbens*	Т	ГИП
22	*Lycopodium annotinum*	Т	Б
23	*L. clavatum*	Т	ГИП
24	*Parnassia palustris*	Т	Б
25	*Pedicularis sudetica*	Т	А + АА
26	*Pentaphylloides fruticosa*	К-К	Б
27	*Phyllodoce caerulea*	К-ЧЕК	А + АА
28	*Polemonium acutiflorum*	Т	ГИП
29	*Pyrola rotundifolia*	Т	Б
30	*Ranunculus propinquus*	Т	ГИП
31	*Rhizomatopteris montane*	Т	ГИП
32	*Rhodiola rosea*	Т	ГИП
33	*Rosa acicularis*	К-К	Б
34	*Rubus chamaemorus*	Т	ГИП
35	*Salix dasyclados*	Д	Б
36	*S. nummullaria*	К-К	А + АА
37	*S. reticulata*	К-ЧЕК	А + АА
38	*Tanacetum bipinnatum*	Т	ГИП
39	*Thymus talijevii*	К-ЧЕК	Б
40	*Trientalis europaea*	Т	Б
41	*Trollium europaeus*	Т	Б
42	*Vaccinium vitis-idaea*	К-ЧЕК	Б
43	*Valeriana wolgensis*	Т	Б
44	*Veratrum lobelianum*	Т	Б
45	*Woodsia glabella*	Т	А + АА

Примечание. Жизненная форма: Т — травы, Д — деревья, К-К — кустарники, К-ЧЕК — кустарнички. Широтная группа: А + АА —арктические и арктоальпийские, ГИП — гипоарктические, Б — бореальные виды.

циальной схеме. Дыхание поддержания измеряли после предварительного выдерживания растений в темноте в течение 2 сут (Головко, 1999).

Параллельно отбирали и высушивали образцы листьев для определения в них концентрации азота и углерода с помощью автоматического анализатора ANA (Carlo Erba, Италия). Содержание растворимых углеводов в листьях определяли методом нормально-фазовой ВЭЖХ (Гляд, 2002).

Результаты обрабатывали с использованием стандартных статистических методов (Вознесенский, 1969; Лакин, 1990). В таблицах и на рисунках приведены средние величины со стандартной ошибкой. Различия между вариантами оценивали с использованием *t*-критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Анализ полученных данных (рис. 1) выявил существенную дифференциацию видов по дыхательной способности. В расчете на единицу сухой массы интенсивность выделения CO_2 в листьях варьировала в пределах от 0.5 до 4.5 мг/$г_{\text{сухой массы}} \cdot$ ч. Сравнительно высокими величинами ДС характеризовались бобовые растения (*Amoria repens*, *Hedisarum arcticum*, *Astragalus frigidus*), а также *Parnassia palustris*, *Valeriana wolgensis*, *Rhodiola rosea*, *Pedicularis verticillata*, *Athyrium distentifolium*. Низкие значения ДС были у плаунов (*Lycopodium annotium*, *L. clavatum*), некоторых травянистых видов (*Diapensia lapponica*) и большинства кустарничков (*Empetrum hermaphroditum*, *Phyllodoce caerurulea*, *Ledum decumbens*, *Thymus taliejevii*). Листья кустарников дышали интенсивнее, чем листья кустарничков. Так, ДС листьев *Betula nana* достигала 2 мг CO_2/$г_{\text{сухой массы}} \cdot$ ч, представителей рода *Salix* составляла около 1.5 мг CO_2/$г_{\text{сухой массы}} \cdot$ ч. ДС папоротников варьировала от 0.8 мг CO_2/$г_{\text{сухой массы}} \cdot$ ч (*Asplenium viride*) до 2.0 $г_{\text{сухой массы}} \cdot$ ч (*Rhyzomatopteris montane*).

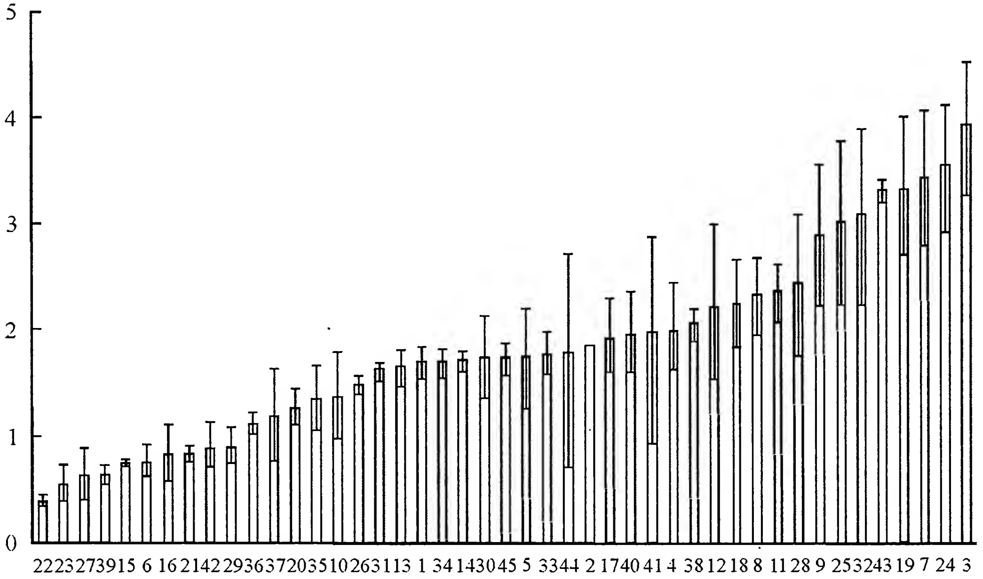


Рис. 1. Дыхательная способность 45 видов растений Приполярного Урала.

По оси абсцисс — виды растений в порядке возрастания дыхания листьев; по оси ординат — скорость дыхания, измеренная по выделению CO_2 при 18—20 °C, мг CO_2/$г_{\text{сухой массы}} \cdot$ ч. Виды обозначены номерами, как в табл. 1.

Из данных табл. 2 видно, что в разные годы листья одних и тех же видов растений в большинстве случаев мало отличались по величине ДС. Вместе с тем у некоторых видов (*E. hermaphroditum*, *A. frigidus*) различия в ДС были выражены сильнее.

При сопоставлении ДС растений, сгруппированных по широтному ареалу, существенных различий не выявлено (рис. 2). Средняя величина ДС растений в группах, включающих представителей арктоальпийской, гипоарктической и бореальной флор, составляла около 1.8 мг $CO_2/г_{сухой\ массы} \cdot ч$ при 20 °C.

В целом травянистые растения дышали вдвое интенсивнее, чем кустарнички (рис. 3). При этом среди выделенных по жизненной форме групп обнаружены растения с высоким и низким уровнем ДС. Листья интенсивно дышащих травянистых растений (*A. repens*, *A. frigidus*, *H. arcticum*, *P. palustris*) и кустарничков (*A. sibirica*) превышали по скорости выделения CO_2 слабо дышащие виды в несколько раз (рис. 1).

Независимо от жизненной формы продолжительное (2 сут) выдерживание растений в темноте приводило к снижению ДС листьев (рис. 4). Так, после затемнения интенсивность выделения CO_2 в молодых (растущих) и зрелых (завершивших рост) листьях травянистого вида *A. norvegicus* была соответственно ниже в 2.5 и 1.3 раза по сравнению с растениями при естественном длинном дне (фотопериод > 20 ч). Затемнение существенно подавляло также дыхание листьев *R. rosea*. Дыхание зрелых листьев кустарника *B. nana* уменьшалось почти вдвое, а кустарничков *E. hermaphroditum* и *Arctous alpine* — в 1.5 раза.

Таким образом, изучение дыхания растений Приполярного Урала показало, что ДС листьев варьирует в зависимости от вида и жизненной формы. Выдерживание растений в темноте приводило к снижению интенсивности дыхания листьев в среднем в 1.5—2 раза. Дыхание, измеренное после продолжительного затемнения растений, обычно рассматривают как дыхание на поддержание. Считается, что оно связано с поддержанием структурной целостности и функциональной активности уже существующей биомассы, в основном с обновлением белков и поддержанием ионных градиентов на мембранах. По расчетам (Penning de Vries, 1975), минималь-

ТАБЛИЦА 2

Дыхание листьев некоторых видов растений Приполярного Урала в разные годы при 20 °C, мг $CO_2/г_{сухой\ массы} \cdot ч$

Вид	2002 г.	2003 г.
Astragalus frigidus	2.9 ± 0.6	4.0 ± 0.3
A. norvegicus	2.1 ± 0.2	2.6 ± 0.2
Atragene sibirica	1.1 ± 0.2	1.7 ± 0.2
Betula nana	2.3 ± 0.5	2.2 ± 0.6
Empetrum hermaphroditum	1.1 ± 0.3	0.5 ± 0.1
Hedysarum arcticum	3.6 ± 0.5	3.1 ± 0.5
Ledum decumbens	1.0 ± 0.1	0.7 ± 0.1
Pedicularis sudetica	3.2 ± 0.6	2.9 ± 0.4
Pyrola rotundifolia	0.8 ± 0.2	1.0 ± 0.1
Ranunculus propinquus	1.6 ± 0.4	1.9 ± 0.2
Rhodiola rosea	3.1 ± 0.5	3.1 ± 0.6
Trientalis europaea	1.9 ± 0.4	2.0 ± 0.1
Trollius europaeus	2.1 ± 0.2	1.9 ± 0.9
Veratrum lobelianum	2.3 ± 0.5	1.3 ± 0.1

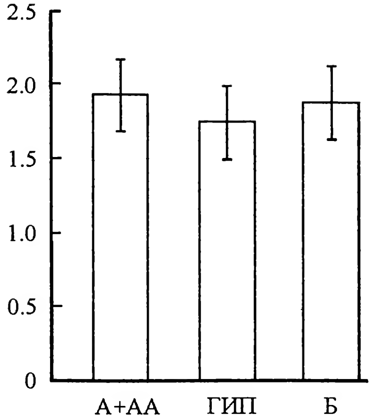


Рис. 2. Дыхание листьев групп растений Приполярного Урала из разных широтных ареалов.

По оси абсцисс — группы широтных ареалов; по оси ординат — скорость дыхания при 18—20 °С, мг $CO_2/г_{сухой\ массы} \cdot ч$. А + АА — арктические и арктоальпийские, ГИП — гипоарктические и Б — бореальные виды.

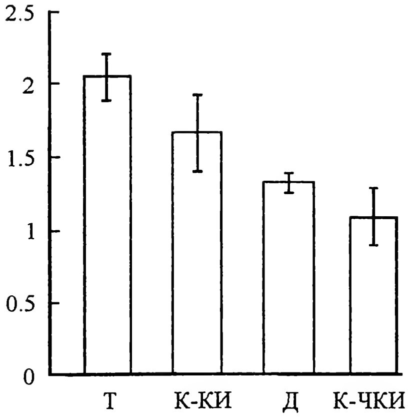


Рис. 3. Дыхание групп растений Приполярного Урала, представляющих разные жизненные формы.

По оси абсцисс — жизненные формы (Т — травы, Д — деревья, К-КИ — кустарники, К-ЧКИ — кустарнички); по оси ординат — скорость дыхания при 18—20 °С, мг $CO_2/г_{сухой\ массы} \cdot ч$.

ные затраты на поддержание составляют 0.015—0.025 $г_{глюкозы}/г_{сухой\ массы} \cdot сут$. Другими словами, за сутки при умеренной температуре для поддержания биомассы с умеренным содержанием белка в процессе дыхания окисляется количество глюкозы, эквивалентное 1.5—2.5 % сухой биомассы растений.

С увеличением в составе биомассы азотсодержащих соединений (белков, аминокислот) дыхательные затраты, обусловленные синтезом и поддержанием такой биомассы, возрастают (Penning de Vries et al., 1974; Thornley, 1982; Amthor, 2000). Поэтому для выявления факторов, определяющих видовые различия ДС, мы проанализировали зависимость дыхания от азотного статуса растений.

Концентрация азота в листьях растений, исследованных нами на Приполярном Урале, варьировала в широких пределах, от 10 до 60 $мг/г_{сухой\ массы}$, причем большинство видов укладывалось в диапазон 15—35 мг $N/г_{сухой\ массы}$ (рис. 5, *А*). Результаты анализа показали, что взаимосвязь дыхания с концентрацией азота удовлетворительно аппроксимируется несколькими функциями: линейной, гиперболической и логарифмической (рис. 5, *Б*, табл. 3). Среди функций, которым адекватны экспериментальные данные, мы считаем более физиологичными гиперболическую и логарифмическую функции. Они отражают стремление кривой к насыщению при высоких концентрациях азота в биомассе. Скорость выделения CO_2 приближается к нулевому значению при концентрации азота около 10 $мг/г_{сухой\ массы}$, что, по-видимому, характеризует нижний предел содержания данного элемента в активно функционирующих листьях.

Выдерживание растений в темноте не оказывало заметного влияния на азотный статус листьев, но существенно сказывалось на фонде растворимых углеводов (табл. 4). Содержание углеводов в листьях уменьшалось вследствие прекращения фотосинтеза, транспорта сахаров в акцептирующие органы и окисления в процессе дыхания. Мы полагаем, что падение скорости выделения CO_2 в листьях затемненных растений происходило не столько из-за уменьшения количества дыхательного субстрата, сколько из-за снижения скорости обновления белка и донорной функ-

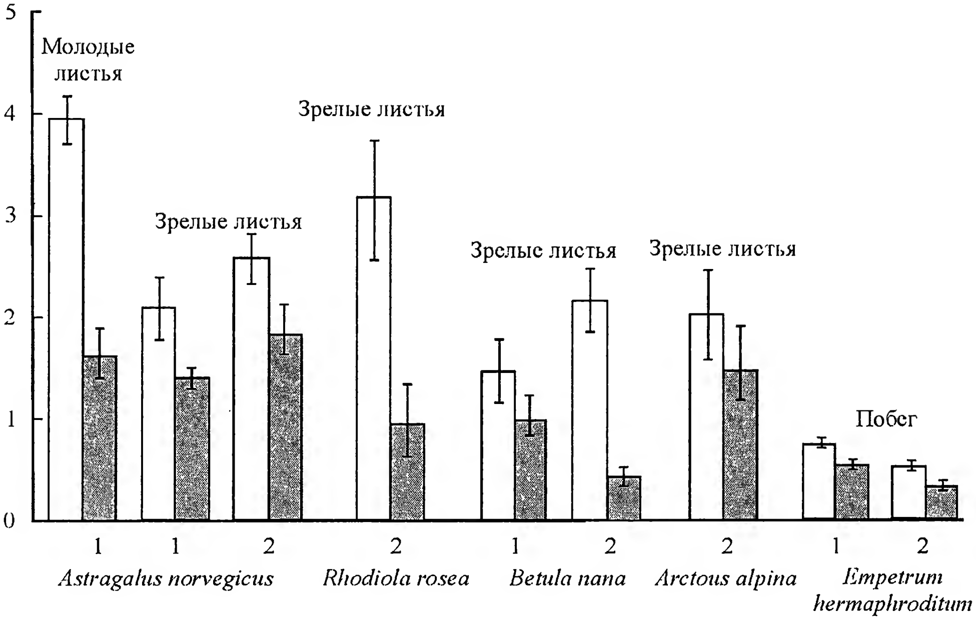


Рис. 4. Дыхание пяти видов растений Приполярного Урала до (светлые столбцы) и после двухсуточного выдерживания в темноте (темные столбцы).

По оси абсцисс — виды растений; по оси ординат — скорость дыхания при 18—20 °С, мг CO_2/г$_{\text{сухой массы}}$ · ч; 1 и 2 — данные 2002 и 2003 гг. соответственно.

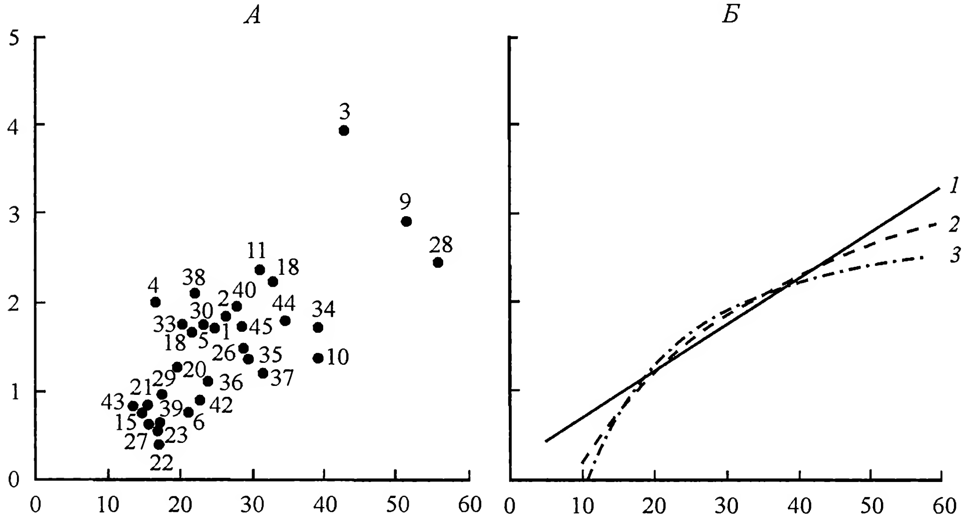


Рис. 5. Дыхание листьев растений Приполярного Урала как функция концентрации азота в сухой биомассе.

А — экспериментальные данные, *Б* — результаты аппроксимирования экспериментальных данных линейной (*1*), гиперболической (*2*) и логарифмической (*3*) функциями. По оси абсцисс — концентрация общего азота в листьях, мг/г$_{\text{сухой массы}}$; по оси ординат — скорость дыхания при 18—20 °С, мг CO_2/г$_{\text{сухой массы}}$ · ч. Виды растений обозначены, как в табл. 1.

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты регрессии (*r*) концентрации восстановленного азота на скорость дыхания листьев растений Приполярного Урала

Функция	Вид	*a*	*b*	R^2	*r*
Линейная	$y = ax + b$	0.052	0.176	0.52	0.72
Гиперболическая	$y = a/x + b$	−36.276	3.109	0.51	0.71
Логарифмическая	$y = a \times \ln(x) + b$	1.502	−3.269	0.53	0.73

ции. Показано экспериментально, что дыхание, связанное с экспортом ассимилятов, может составлять до 50 % от общего дыхания донорного листа (Irving, Silsbury, 1988; Головко, 1999).

В литературе отсутствуют сравнительные данные по дыхательной активности растений разных широтных ареалов, обитающих в одном районе. Наши исследования на Приполярном Урале не выявили существенных различий в ДС между широтными группами видов (рис. 3). Средняя величина ДС растений в группах, включающих представителей арктоальпийской, гипоарктической и бореальной флор, составляла около 1.8 мг $CO_2/г_{\text{сухой массы}}$ · ч. На регрессионных кривых (рис. 5, *Б*) такая величина ДС соответствует концентрации азота около 30 мг/г. В расчете на белок ДС листьев растений Приполярного Урала составляет примерно 10 мг CO_2/г белка · ч.

Учитывая, что среднесуточная температура в этот период составляла не 20 °С (как при измерении ДС), а около 10 °С, реальная скорость дыхания листьев исследованных видов растений по крайней мере вдвое ниже. Расчеты показывают, что дыхательные траты листьев, выраженные в эквивалентах окисленного дыхательного субстрата, составляют около 15 мг/$г_{\text{сухой массы}}$ · сут. Следовательно, за сутки растения затрачивают на поддержание функциональной активности листьев количество дыхательного субстрата, эквивалентное 1.5 % от их биомассы. Это согласуется с имеющимися в литературе теоретическими и экспериментальными данными (Семихатова и др., 1979; Головко, 1999; McCree, 1974, 1982; Penning de Vries, 1975; Thornley, 1982; Amthor, 2000).

Дальнейший анализ выявил, что связь ДС с концентрацией азота в биомассе листьев сильнее выражена в арктоальпийской ($r = 0.7$) группе растений, чем у бореальных видов ($r = 0.5$). Это может быть обусловлено генотипически, так как высокоширотные растения обитают в условиях сильного дефицита азотного питания (Chapin et al., 1992). С другой стороны, нельзя исключить прямого влияния условий почвенного питания в местообитаниях исследуемых арктоальпийских и бореальных видов. Для почвенного покрова Приполярного Урала характерна выраженная вертикальная зональность, проявляющаяся в смене типов почв по высотному гра-

ТАБЛИЦА 4

Влияние длительного затемнения растений на азотный и углеродный статус листьев, мг/$г_{\text{сухой массы}}$

Вид	N		C		Растворимые углеводы	
	1	2	1	2	1	2
Astragalus norvegicus	58.1	54.3	469	466	Нет данных	
Betula nana	28.3	29.6	480	489	31.4 ± 5.3	4.3 ± 0.2
Empetrum hermaphroditum	14.6	14.4	523	531	28.1 ± 2.9	16.6 ± 1.4

Примечание. 1 — естественный фотопериод, 2 — после 2 сут в темноте.

диенту (Забоева, Симонов, 2001). В гольцовом и подгольцовом поясах формируются горно-тундровые и горно-луговые маломощные почвы, в лесном — распространены горно-лесные оподзоленные иллювиально-гумусовые, торфяно-дерновые и дерново-карбонатные почвы, для речных пойм характерны аллювиальные почвы. Бореальные виды чаще встречаются в лесном поясе, по долинам рек и ручьев, тогда как арктоальпийские — в горных тундрах и луговинах, на каменистых осыпях.

Reich с соавт. (1998) проанализировали взаимосвязь дыхания с содержанием азота в биомассе листьев 69 видов, преимущественно древесных и полудревесных растений, из шести биомов. Коэффициент линейной регрессии был выше для растений альпийской и субальпийской зон горного массива в Колорадо (r^2 = 0.94) и тропических лесов Венесуэлы (r^2 = 0.80), чем для растений пустынь штата Нью-Мексико (r^2 = 0.58) или лесной зоны штата Южная Каролина (r^2 = 0.42). Burton с соавт. (2002) выявили, что дыхание тонких корней древесных видов из различных районов Северной Америки (от Аляски до Флориды) зависело от их азотного статуса. Слабое дыхание корней голосеменных видов по сравнению с покрытосеменными авторы объяснили более низким содержанием азота в биомассе.

Сопоставление величин ДС растений Приполярного Урала, сгруппированных по жизненным формам, показало, что травянистые виды дышали интенсивнее деревьев, кустарников и кустарничков. Вполне очевидно, что это связано с различиями в азотном статусе, так как фонд азота и, следовательно, содержание белка в листьях травянистых растений примерно на 25—30 % больше.

Заключение

Полученные данные позволили охарактеризовать дыхание растений Приполярного Урала непосредственно в среде их обитания. Выявлено, что видовые различия величин дыхательной способности обусловлены азотным статусом. Можно полагать, что для обитающих в условиях дефицита минерального питания растений Приполярного Урала содержание азота в листьях является фактором, определяющим их функциональную активность. Наиболее сильно видовые различия были выражены среди травянистых растений, но в целом они дышали интенсивнее, чем древесные и полудревесные виды. Растения разных широтных групп — бореальные, гипоарктические и арктоальпийские — характеризовались близкими величинами дыхательной способности. Среднесуточные затраты дыхательного субстрата на поддержание функциональной активности листьев большинства видов природной флоры Приполярного Урала эквивалентны 1.5 % от их биомассы, что сопоставимо с растениями умеренной зоны. Это следует учитывать при прогнозировании эффектов ожидаемых глобальных изменений климата.

Благодарности

Авторы признательны О. А. Семихатовой за ценные замечания при подготовке статьи к публикации.

Работа выполнена частично при поддержке Программы фундаментальных исследований РАН «Биоразнообразие и генетика генофондов» (проект «Биологическое разнообразие наземных и водных экосистем Приполярного Урала: механизмы формирования, современное состояние, прогноз естественной и антропогенной динамики»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вознесенский В. Л. Первичная обработка экспериментальных данных: практические приемы и примеры. Л., 1969. 83 с.

Гляд В. М. Определение моно-, ди- и олигосахаридов в одной растительной пробе методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // Физиол. растений. 2002. Т. 49. № 2. С. 311—316.

Головко Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб., 1999. 204 с.

Дегтева С. В., Мартыненко В. А. Растительность и флора природного парка «Югыд-Ва» (Республика Коми) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 76—86.

Забоева И. В., Симонов Г. А. Почвы / Национальный парк «Югыд-Ва». М., 2001. С. 56—62.

Иванова Т. И., Васьковский М. Д. Дыхание растений острова Врангеля // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 324—329.

Иванова Т. И., Локтева Т. Н., Шухтина Г. Г. Дыхание растений Хибин // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1637—1643.

Иванова Т. И., Семихатова О. А., Юдина О. С., Леина Г. Д. Влияние температуры на дыхание растений естественных экосистем различных ботанико-географических зон / Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 140—163.

Мартыненко В. А., Дегтева С. В. Конспект флоры национального парка «Югыд-Ва» (Республика Коми). Екатеринбург, 2003. 108 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.

Лукьянова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский горный массив). Апатиты, 1986. 127 с.

Семихатова О. А. Оценка адаптационной способности растений на основании исследования темнового дыхания // Физиол. растений. 1998. Т. 45. № 1. С. 142—148.

Семихатова О. А. Эколого-физиологические исследования темнового дыхания растений: прошлое, настоящее и будущее // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 15—32.

Семихатова О. А. О таксоноспецифических величинах интенсивности темнового дыхания листьев растений // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 29—24.

Семихатова О. А., Иванова Т. И., Леина Г. Д., Васьковский М. Д. Воздействие температуры на дыхание растений острова Врангеля // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 6. С. 848—858.

Семихатова О. А., Иванова Т. И., Головко Т. К. Дыхание на поддержание структуры клеток у арктических растений // Физиол. растений. 1979. Т. 26. № 6. С. 848—858.

Семихатова О. А., Николаева М. Г. Дыхательная способность высших растений. Таксономический обзор // Физиол. растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 450—461.

Семихатова О. А., Иванова Т. И., Кирпичникова О. В. Сравнительное исследование темнового дыхания растений Арктики и умеренной зоны // Физиол. растений. 2007. Т. 54. № 5. С. 659—666.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Юдин Ю. П. Растительность // Производительные силы Коми АССР. Т. III. Ч. I. Растительный мир / Под ред. Н. Е. Кабанова. М., 1954. С. 16—42.

Amthor J. S. The McCree—de Wit—Penning de Vries—Thornley Respiration Paradigms: 30 Years Later // Ann. Bot. 2000. Vol. 86. N 1. P. 1—20.

Burton A. J., Pregitzer K. S., Ruess R. W. et al. Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes // Oecologia. 2002. Vol. 131. N 4. P. 559—568.

Chapin F. S., Bloom A. J., Field Ch. B., Waring R. H. Plant responses to multiple environmental factors in the control of plant growth // BioScience. 1987. Vol. 37. N 1. P. 49—57.

Chapin F. S., Jefferies R. L., Reynolds J. F., Shaver G. R. Arctic plant physiological ecology: a challenge for the future // Arctic ecosystems in changing climate. An ecophysiological perspective / Eds F. S. Chapin et al. New York, 1992. P. 3—8.

Irving D. E., Silsbury J. H. The respiration of mature field bean (*Vicia faba* L.) leaves during prolonged darkness // Ann. Bot. 1988. Vol. 62. N 5. P. 473—479.

Golovko T. K. Photosynthetic and respiratory activities in leaves of plants growing in Subpolar Ural Mountains are controlled by nitrogen content // Acta Physiol. Plant. 2004. Vol. 26. N 3 (Suppl.: The 14th FESPB Congress Book of Abstracts). P. 89.

Lambers H., Chapin F. S., Pons T. L. Plant Physiological Ecology. New York, 1998. 540 p.

Larcher W. Physiological plants ecology: ecophysiology and stress ecology of functional groups. Berlin, 2003. 513 p.

McCree K. J. Equation for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum as function of dry weight, photosynthetic rate and temperature // Crop Sci. 1974. Vol. 14. N 4. P. 509—514.

McCree K. J. Maintenance requirements of white clover at high and low growth rates // Crop Sci. 1982. Vol. 22. N 2. P. 345—351.

Penning de Vries F. W. T. The cost of maintenance processes in plant cells // Ann. Bot. 1975. Vol. 39. N 1. P. 77—92.

Penning de Vries F. W. T., Brunsting A. H. M., Van Laar H. H. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach // J. Theor. Biol. 1974. Vol. 45. N 3. P. 339—377.

Poorter H., Remkes C., Lambers H. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate // Plant. Physiol. 1990. Vol. 94. N 2. P. 621—627.

Reich P. B., Walters M. B., Ellsworth D. D. et al. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area, and leaf life-span: a test across biomes and functional groups // Oecologia. 1998. Vol. 114. N 4. P. 471—482.

Semikhatova O. A., Gerasimenko T. V., Ivanova T. I. Photosynthesis, respiration, and growth of plants in the Soviet Arctic // Arctic ecosystems in changing climate. An ecophysiological perspective / Eds F. S. Chapin et al. New York, 1992. P. 169—192.

Thornley J. H. M. Interpretation of respiration coefficients // Ann. Bot. 1982. Vol. 49. N 2. P. 257—259.

SUMMARY

Leaves respiration and nitrogen content of 45 species growing in the Subpolar Ural Mountains (the national park «Yugyd-Va») were studied. The leaves respiratory rate was shown to vary within 0.5—4.5 mg CO_2 g DW h depending on the plant species and life-form. The distinctions between species expressed most strongly in herbaceous plants. In whole, herbaceous plant respired more actively than trees, shrubs or dwarf shrubs. The arctalpine, hypoarctic and boreal latitudinal groups of plants were characterized by similar respiration rates measured at 20 °C. There is a positive correlation between respiration rate and nitrogen concentration in the leaves. It was concluded that species variability of respiration and distinction in respiratory activity of herbaceous and woody life-forms is determined by their nitrogen status.

УДК 581.526.534+58.032(517.3) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 8

© Н. И. Бобровская

СПЕЦИФИКА УТИЛИЗАЦИИ ВОДЫ ДОМИНАНТАМИ СУХИХ СТЕПЕЙ СРЕДНЕЙ ХАЛХИ (МОНГОЛИЯ) И РАСХОДА ВОДЫ ЗОНАЛЬНЫМИ СООБЩЕСТВАМИ

N. I. BOBROVSKAJA. THE SPECIFIC FEATURES OF WATER UTILIZATION BY DOMINANTS OF DRY STEPPES IN MIDDLE KHALKHA (MONGOLIA) AND WATER CONSUMPTION BY ZONAL COMMUNITIES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 28.08.2008
Окончательный вариант получен 26.02.2009

Изучен расход воды основными видами, формирующими растительный покров сухих степей Монголии, дано сравнение эффективности ее утилизации, определен расход воды тырсово-холоднополынно-злаковым с караганами сообществом.

Ключевые слова: степи, водный режим, транспирация, расход воды сообществом, доминанты.

Изучение сухих степей Монголии проводилось на стационаре Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции на территории сомона Унджул Центрального аймака (района). Зональным типом растительности здесь являются сухие дерновиннозлаковые степи с ограниченным участием разнотравья и полукустарничков (преимущественно видов рода *Artemisia*), а также с наличием кустарниковых караган. Согласно ботанико-географическому районированию (Лавренко и др., 1991), эти степи относятся к Среднехалхинской подпровинции Монгольской степной провинции Дауро-Монгольского блока провинций.

Эталонный стационарный участок, где проходили все исследования, в том числе и по водному режиму растений, занят одним из наиболее типичных для Средней Халхи тырсово-холоднополынно-злаковым с караганами сообществом ([Caragana stenophylla + C. pygmea+C. microphylla] — Cleistogenes squarrosa+Artemisia frigida+Stipa krylovii).[1] Это сообщество занимает около 18 га и вытянуто с запада на восток на 500—600, а с юга на север — на 300—500 м. Оно расположено в нижней части полого-наклонной денудационно-аккумулятивной равнины. Рельеф ровный, с очень слабо выраженным уклоном, отчетливо заметны микроповышения, занятые караганами, микрорельеф сформирован также отдельными сурчинами и колониями землероек.

Участок находится на высоте 1300 м над ур. м. (средняя для Монголии, расположенной на высокогорном плато, высота над уровнем моря составляет 1500 м). Развито сообщество на каштановой среднемощной легкосуглинисто-супесчаной почве, которая подстилается аллювиально-делювиальными наносами, лежащими на песчаных суглинках древнеозерных отложений. Содержание гумуса в целом невелико, хотя отмечено два горизонта с достаточно заметным его количеством (Умаров, Якунин, 1988): один — в поверхностном слое (1.26 %), второй — на глубине 30—40 см (1.30 %). По мнению Н. А. Ногиной (1978), такое распределение органического вещества достаточно типично для почв Монголии. Хорошо выражен карбонатный горизонт, содержание CO_2 в котором достигает 5 %, а содержание легкорастворимых солей сравнительно невелико.

Количество осадков в районе стационара составляет 235 мм, причем в связи с особенностями географического положения территории почти 90 % выпадает в летний период. Суммарная солнечная радиация достигает 120 ккал/см^2. Величина радиационного индекса сухости для сухих степей чрезвычайно высока —2.7—2.8 (Береснева, 1984), т. е. испаряемость здесь почти в 3 раза выше, чем количество поступающей с осадками влаги. Абсолютный минимум температур –49 °С, абсолютный максимум — +35 °С. Амплитуды среднесуточных температур составляют обычно 9—15 °С, хотя в отдельные ясные дни она может увеличиваться до 20—25 °С.

Изучение экологии растений центральноазиатских сухих степей, развитых в столь жестких гидротермических условиях, естественно представляло особый интерес, тем более видов, составляющих основу растительных сообществ. Особенности адаптации к лимитирующим факторам, а в аридной зоне в первую очередь это недостаток влаги, который чаще всего усиливается высокими температурами, естественно лучше всего выявляется на примере доминирующих здесь растений. Считается, что именно они должны иметь наиболее рациональный водный режим.

Мозаичное тырсово-житняково-змеевковое с караганами сообщество является одним из наиболее типичных вариантов сухих степей Монголии. В составе его ценофлоры насчитывается 55 видов высших растений, на 1 м^2 в среднем приходится 15 видов (Попова, 1988). Общее проективное покрытие варьирует в различных микрогруппировках от 25 до 60 %. По многолетним данным, величина надземной фитомассы составляет 10.2 ц/га, масса однолетних побегов — 8.5 ц/га (Казанцева и др., 1988).

---

[1] Все названия растений даны по С. К. Черепанову (1995), а названия географических типов — по Е. М. Лавренко (Лавренко и др., 1991).

Материал и методика

Для наблюдений за водным режимом растений, в том числе и за интенсивностью транспирации, на основании которой рассчитаны транспирационный коэффициент и расход воды сообществом, были выбраны доминанты и содоминанты тырсово-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами сообщества.

Доминантами сообщества являются 2 рыхлодерновинных злака: *Cleistogenes squarrosa* (восточнопричерноморско-казахстанско-монгольский вид), *Agropyron cristatum* (восточносибирско-центральноазиатский вид).

Содоминанты сообщества: *Stipa krylovii* (восточносибирско-центральноазиатский вид), плотнодерновиный злак; *Allium bidentatum* (даурско-монгольский вид), плотнодерновинный лук; *Leymus chinensis* (восточносибирский-северокитайско-монгольский вид), корневищный злак; *Artemisia frigida* (голарктический, в Азии — казахстанско-сибирско-монгольский вид), стержнекорневой примитивный полукустарничек; *Caragana stenophylla* (южно-восточнодаурско-северокитайско-монгольский вид), длиннокорневищный кустарник; *C. microphylla* (южносибирско-даурско-монгольский вид), длиннокорневищный кустарник.

Для измерения интенсивности транспирации (ИТ) был использован метод быстрого взвешивания Л. А. Иванова (Иванов и др., 1950); взвешивание проб проводилось с помощью весов ВТ-1000. Определения осуществлялись 5—6 раз в течение светового дня (каждые 3 ч), в случае круглосуточных наблюдений — каждые 2 ч. Были определены сезонные (как правило, раз в декаду) и погодичные изменения интенсивности транспирации.

Количество измерений, сделанных за один сезон вегетации (наблюдения проводились на протяжении 3 сезонов вегетации), варьирует у различных видов от 500 до 600. Помимо перечисленных выше видов сделаны эпизодические измерения интенсивности транспирации отдельных растений, не входящих в состав доминантов и содоминантов данного сообщества.

Для всех растений был рассчитан транспирационный коэффициент, который показывает количество воды, необходимое тому или иному виду для формирования в ходе вегетации 1 г сухой массы. Этот коэффициент используется не только в экофизиологических работах (Генкель, 1962), но и в сельскохозяйственной практике, поэтому методика его определений здесь не приводится. Транспирационный коэффициент для отдельных видов рассчитывался за каждый сезон вегетации, в работе представлены средние за три периода вегетации величины. В его расчетах помимо размеров ИТ используются и данные по продуктивности надземной фитомассы (Казанцева и др., 1988). Определения величины фитомассы, накапливаемой и сообществом за три сезона вегетации, и отдельными видами сделаны на том же стационарном участке, где проводились и работы по водному режиму растений.

Для тырсово-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами фитоценоза, одного из наиболее типичных для сухих степей Монголии, сделан расчет расхода воды сообществом. Хотелось бы отметить, что основные виды, перечисленные выше, как правило, накапливают около 85 % надземной фитомассы сообщества за сезон вегетации. Дополнительные расчеты для получения более достоверных данных по расходу воды сообществом были сделаны нами на основании серии эпизодических измерений транспирации тех видов, которые имели невысокое обилие. Для сравнения полученных данных приводятся некоторые результаты расчетов транспирационного коэффициента и расхода воды отдельными растениями и сообществами пустынных степей Северной Гоби и остепненных пустынь Заалтайской Гоби (Бобровская, 2006).

Результаты и обсуждение

Специфика водного режима растений, наиболее типичных для сухих степей Монголии и являющихся доминантами и содоминантами тырсово-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами сообщества, была рассмотрена нами ранее (Бобровская, Свешникова, 1988; Бобровская, 1991, и др.). Было показано, что практически все наиболее значимые в формировании растительного покрова степные виды — не только сухостепные, но и растения пустынных степей, а также содоминанты остепненных пустынь — отличает высокая лабильность водообмена. Это позволяет им быстро реагировать на изменения условий водоснабжения и свидетельствует о высокой экологической пластичности степных растений (Бобровская, 1991).

В данном же сообщении рассматриваются особенности эффективности использования воды растениями, наиболее широко распространенными в полосе сухих степей Монголии. Это сделано на примере тырсово-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами сообщества, отобранного в качестве объекта изучения Е. М. Лавренко, Е. И. Рачковской, З. В. Карамышевой и другими как одного из наиболее типичных сообществ сухих степей Монголии. Также впервые рассчитан расход воды сообществом в целом.

Поскольку в основе расчетов транспирационного коэффициента используется величина интенсивности транспирации, нам представляется необходимым кратко остановиться на основных особенностях ИТ, характерных для сухостепных видов, подробная же характеристика была сделана ранее (Бобровская, 1991).

В целом интенсивность транспирации сухостепных видов оказалась достаточно высока (табл. 1). Анализ частотного распределения величин показал, что у значительной части исследуемых растений более чем в 75 % случаев интенсивность транспирации на протяжении 3 сезонов вегетации (Бобровская, 1991) варьировала в диапазоне от 100 до 600 (500) мг $\cdot$ г$^{-1}$ $\cdot$ ч$^{-1}$. В листьях *Artemisia frigida* она была выше — здесь почти с одинаковой частотой встречались величины в границах от 100 до 800 мг $\cdot$ г$^{-1}$ $\cdot$ ч$^{-1}$. Самую низкую скорость расхода воды имели *Leymus chinensis* и *Allium bidentatum*.

В период наступления наиболее жестких для сухих степей гидротермических условий интенсивность транспирации всех видов возрастала и различия между ними проявлялись заметнее. Измерения показали, например, что у *Caragana stenophylla*

ТАБЛИЦА 1

Максимальная и наиболее часто встречающаяся величины интенсивности транспирации (ИТ) растений тырсово-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами сообщества

Вид	Максимальная ИТ, мг $\cdot$ г$^{-1}$ $\cdot$ ч$^{-1}$	Наиболее часто встречающаяся ИТ, мг $\cdot$ г$^{-1}$ $\cdot$ ч$^{-1}$
Caragana stenophylla	1220	100—600
C. microphylla	1040	100—600
Stipa krylovii	1020	100—600
Artemisia frigida	970	100—800
Cleistogenes squarros	960	100—600
Agropyron cristatum	810	100—600
Leymus chinensis	720	100—500
Allium bidentatum	660	100—400

максимальная величина ИТ была почти вдвое выше, чем у сравнительно слабо транспирирующего *Allium bidentatum*. Судя по проведенному ранее анализу, сухостепным видам, как правило, присуща высокая изменчивость транспирации как в течение дня, так и в ходе сезонного развития. Несмотря на большое сходство в характере реакции на изменения условий влагообеспеченности, по интенсивности транспирации хорошо прослеживаются видоспецифические черты различных растений (Бобровская, 1991).

Среди изученных видов был лишь один — *Artemisia frigida*, наблюдения за которым проводились в сухих, пустынных (Бобровская, Свешникова, 1988) и в луговых степях (Измайлова, 1985). Сравнительный анализ показал (Бобровская, 1991), что наибольшую интенсивность транспирации этот вид имел в луговых степях. При продвижении в сухие степи она снижалась и вновь увеличивалась на самых южных пределах степной зоны на границе с пустыней Гоби.

Считается, что практически всю воду (до 95 %), которую получает растение из почвы, оно отдает в атмосферу и совсем немного используется им самим. Для аридных и семиаридных территорий, где растения существуют в условиях лимитированного водообеспечения, важно оценить не только скорость потерь воды растением, но и понять, какие виды, определяющие характер растительного покрова, имеют наиболее рациональный для конкретных условий характер водообмена.

В связи с этим нам представлялось важным оценить виды не только по скорости потерь воды, но и по эффективности использования ими влаги для создания надземной фитомассы. Это было сделано с помощью вычисления транспирационного коэффициента, который, как уже упоминалось выше, показывает то количество воды, которое затрачивает растение при создании 1 г сухой фитомассы.

Судя по размерам транспирационного коэффициента, виды, наиболее характерные для полосы дерновиннозлаковых степей Средней Халхи и составляющие основу тырсово-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами сообщества, заметно различаются по эффективности использования имеющейся в их распоряжении влаги. Так, наименее эффективно утилизирующие воду *Artemisia frigida* и *Caragana stenophylla* тратят почти в 2 раза больше воды (табл. 2) для создания 1 г сухой массы, чем, например, *Stipa krylovii.*

Наблюдения за двумя другими видами ковылей проводились нами на стационарах в Северной и Заалтайской Гоби (Бобровская, 2006). В Северной Гоби (пустынные степи) был изучен *Stipa gobica* — плотнодерновинный гобийско-монгольский вид, который в среднем затрачивает 1450 г воды на 1 г сухой фитомассы, практически столько же, что и сухостепной ковыль *S. krilovii.* Содоминант одного из фитоценозов

ТАБЛИЦА 2

Транспирационный коэффициент растений тырсово-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами сообществ (г воды / г сух. массы)

Вид	Транспирационный коэффициент
Artemisia frigida	2700
Caragana stenophylla	2630
Leymus chinensis	2270
Allium bidentatum	2240
Agropyron cristatum	2010
Cleistogenes squarrosa	1980
Caragana microphylla	1730
Stipa krylovii	1400

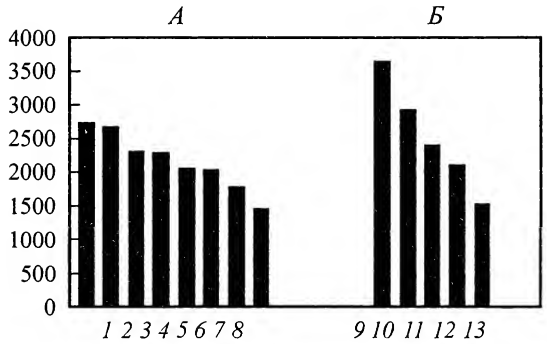
остепненных пустынь Заалтайской Гоби — *S. glareosa*, также растение с достаточно узким ареалом распространения — гобийско-монгольский вид — расходовал на формирование фитомассы почти вдвое больше воды (2430 г) по сравнению с упомянутыми выше ковылями (Бобровская, 2006). Общее же для всех трех видов, обитающих в условиях различных экотопов, одно: на создание фитомассы они затрачивают меньше воды, чем остальные растения, произрастающие с ними совместно.

В пределах тырсово-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами сообщества Средней Халхи существенные различия в величине транспирационного коэффициента обнаружили произрастающие там караганы. Так, *Caragana microphylla* оказалась существенно более продуктивно расходующим воду растением, чем *Caragana stenophylla* (табл. 2).

Allium bidentatum, пожалуй, следует отнести к группе растений, которые неэффективно расходуют влагу. Следует отметить, что два других вида луков, обитающих в пустынных степях Северной Гоби и остепненных пустынях Заалтайской Гоби, тратят на формирование сухой массы еще большее количество влаги (Бобровская, 2006). Особенно в этом плане отличился рыхлодерновинный гобийско-монгольский вид *A. mongolicum*, который в условиях остепненных пустынь затрачивал в среднем 4.5 л воды на создание 1 г сухого вещества. В период же, когда большое количество выпавших осадков совпало с наступлением высоких температур, он расходовал около 7 л. Данных о подобных величинах в литературе нам еще не встречалось — высказывались лишь предположения (Козловский, 1969), что в «полупустынях» можно будет встретить растения, расходующие до 5 л воды. Сделав обобщение данных по литературным источникам, Т. Козловский показал, что в пределах гумидной зоны этот коэффициент у разных видов варьирует от 400 до 1000 г воды / г сух. массы, у растений аридных и семиаридных территорий он возрастает до 2000—3000 г воды/г сух. массы, хотя и в пустыне можно встретить виды, расходующие не более 500 г воды (Яговцева, 1975).

Транспирационный коэффициент в листьях *Artemisia frigida* в пустынных степях Северной Гоби оказался ниже (2020 г воды / г сух. массы), чем в сухих степях Средней Халхи (2700 г воды / г сух. массы) (см. рисунок). Снижение количества воды, используемой при формировании фитомассы в более жестких гидротермических условиях пустынных степей, могло быть связано с повышением устойчивости к стрессам ее фотосинтетической способности в ответ на возрастание дефицита влаги в почве (Слемнев, 1988). С другой стороны, известно, что физико-химические свойства, лежащие в основе функциональной активности клеток, зависят от температуры и обеспеченности водой, а регуляторные клеточные механизмы во многом обеспечивают адаптацию растений к засухе. Например, было обнаружено, что у засухоустойчивых растений (не только у полыни холодной) под влиянием обезвоживания происходит увеличение терморезистентности (Завадская, Денько, 1966; Завадская, 1988, и др.). Полынь холодная рассматривается отдельно в связи с тем, что среди ценозообразующих видов только она встречается в двух различных подзональных вариантах степей, где проходили наши исследования, в остальном состав доминантов у них различен.

Сравнение группы доминантных и содоминантных видов сухих и пустынных степей позволяет отметить некоторую тенденцию к снижению эффективности утилизации воды на южных границах степной зоны. В среднем в сухих степях она составила у этой группы растений 2130, а у доминантов и содоминантов вторых — 2240 г воды / г сух. массы. Впрочем, неудивительно, что в более южных районах с меньшим количеством осадков и более высокими температурами увеличивается непродуктивное использование воды, хотя по характеру природных условий мож-



Транспирационный коэффициент растений сухих степей Средней Халхи (*А*) и пустынных степей Северной Гоби (*Б*).

По оси ординат: транспирационный коэффициент (г воды / г сух. массы), по оси абсцисс — виды: *1* — *Artemisia frigida*, *2* — *Caragana stenophylla*, *3* — *Leymus chinensis*, *4* — *Allium bidentatum*, *5* — *Agropyron cristatum*, *6* — *Cleistogenes squarrosa*, *7* — *Caragana microphylla*, *8* — *Stipa krylovii*, *9* — *Allium mongolicum*, *10* — *Cleistogenes songorica*, *11* — *Allium polyrhizum*, *12* — *Artemisia frigida*, *13* — *Stipa gobica*. Данные по пустынным степям Северной Гоби взяты из работы Н. И. Бобровской (2006).

но было ожидать значительно бóльших различий между сухостепными и пустынностепными растениями, поскольку климатические различия этих двух территорий достаточно велики. В пустынных степях Северной Гоби радиационный индекс сухости, например, достигает поразительных величин — 7.8 (Береснева, 1981), и это при том, что количество осадков составляет там в среднем всего 117 мм. Подобные величины означают, что аридность территории, которая занята пустынными степями Северной Гоби, во много раз выше, чем в сухих степях. Сопоставление с пустынными степями, которые являются наиболее ксерофитным вариантом степей и нигде, кроме Монголии не встречаются (Карамышева и др., 1987), представляется важным, чтобы попытаться понять влияние возрастающей степени аридности климата на водный режим степных видов.

На основании полученных нами данных по расходу воды отдельными растениями и их продуктивности (Казанцева и др.,1988) был рассчитан расход воды растительным покровом тырсово-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами сообщества в целом. Оказалось, что это сообщество сухих степей Средней Халхи, где выпадает в среднем 235 мм осадков, тратит за сезон вегетации 198 мм воды, т. е. почти 85 % их количества. При продвижении на юг расход воды растительным покровом снижается. Это происходит в основном, вероятно, за счет сокращения продуктивности — в пустынных степях она по сравнению с сухими степями уменьшается более чем в 4 раза: сухие степи — 8.5 ц / га, пустынные степи — 1.8 ц / га (Гордеева и др., 1981). И хотя транспирация растений в Северной Гоби несколько возрастает, однако различия по скорости расхода воды растениями совсем невелики (Бобровская, 1991). В пустынных степях расход воды сообществом достигал 112 мм, что составляет почти 100 % количества выпадающих там осадков.

Заключение

Таким образом, изучение интенсивности транспирации растений, наиболее широко представленных в сухих степях Монголии, позволило оценить не только скорость расходования воды доминантами и содоминантами тырсово-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами сообщества и сравнить их по этому параметру. Расчет транспирационного коэффициента, свидетельствующий об эффективности утилизации растениями воды, показал, что в пределах одного сообщества среди доминирующих видов присутствуют растения и экономно, и недостаточно экономно использующие воду. Это свойство формирования состава доминатных и содоминантных видов сообщества, которое существует в условиях недостаточного и нерегулярного водоснабжения, было отмечено и у растений, преобладающих в составе фитоценозов в полосе пустынных степей Северной Гоби (Бобровская, 2006).

Среди степных растений *Artemisia frigida* проявила, как нам представляется, несколько необычную реакцию на изменения экотопических условий. Оказалось, что в пустынных степях при значительно более высокой степени аридности климата Северной Гоби она более продуктивно использовала воду, чем в сухостепном сообществе Средней Халхи. Специфика ли это данного вида или это определенная тенденция, сказать трудно, поскольку при сравнении изученных растений сухих и пустынных степей полынь холодная оказалась единственным общим видом. В остальном состав доминантов и содоминантов сообществ оказался различным. С другой стороны, нами ранее было показано (Бобровская, 2006), что у двух видов луков — *Allim mongolicum* и *A. polyrhzium* — в остепненных пустынях Заалтайской Гоби эффективность утилизации воды заметно сокращается по сравнению с пустынными степями.

Сопоставление сухостепных центральноазиатских видов показало, что растения, принадлежащие к одному семейству, жизненной форме, типу ареала чаще всего имеют самые различные размеры транспирационного коэффициента. Иными словами, нам не удалось выявить связи продуктивности использования ими воды с этими параметрами. Даже два вида луков (*Allim mongolicum* и *A. polyrhizum*), которые являются эндемичными для Гоби видами, заметно различались по эффективности утилизации воды.

Однако нам показался интересным тот факт, что три вида ковылей, произрастающих в различных климатических условиях — сухих степях Средней Халхи, пустынных степях Северной Гоби и остепненных пустынях Заалтайской Гоби, несмотря на некоторую разницу в количестве воды, затрачиваемой на создание 1 г сухой фитомассы, во всех сообществах оказывались наиболее эффективно использующими воду растениями.

Судя по расчетам, растительный покров тырсово-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами сухостепного сообщества расходует около 85 % от общего количества выпадающих в течение года осадков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Береснева И. А. Климат пустынностепного стационара // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 2. Л., 1981. С. 7—12.

Береснева И. А. Климат // Сухие степи. Ч. 1. Стационарные исследования (сомон Унджул). Л., 1984. С. 52—58.

Бобровская Н. И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии. СПб., 1991. 152 с.

Бобровская Н. И. Особенности водообмена растений центральноазиатских степей и пустынь (черты сходства и отличия) // Матер. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2006. С. 66—68.

Бобровская Н. И., Свешникова В. М. Водный режим // Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). Л., 1988. С. 52—60.

Гордеева Т. К., Казанцева Т. И., Даважамц Ц. Продуктивность // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 2. Л., 1981. С. 7—12.

Генкель П. А. Физиология растений с основами микробиологии. М., 1962. 537 с.

Завадская И. Г. Водный режим и теплоустойчивость клеток растений // Сухие степи МНР. Ч. 2.Стационарные исследования (сомон Унджул). Л., 1988. С. 52—60.

Завадская И. Г., Денько Е. И. Влияние обезвоживания на теплоустойчивость растительных клеток // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 5. С. 696—705.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения интенсивности транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185.

Измайлова Н. Н. Водный режим // Степи восточного Хангая. Л., 1986. С. 99—126.

Казанцева Т. И., Гордеева Т. К., Даваажамц Д. Продуктивность // Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). Л., 1988. С. 90—97.

Карамышева, З. В., Волкова Е. А., Рачковская Е. И., Сумерина И. Ю. Карта растительности для национального атласа Монголии // Геоботаническое картографирование. Л., 1987. С. 5—26.

Козловский Т. Водный обмен растений. М., 1969. 247 с.

Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л., 1991. 144 с.

Ногина Н. А. О некоторых реликтовых свойствах почв Монголии // Генезис и география почв зарубежных стран по исследованиям советских ученых. М., 1978. С. 151—165.

Попова Т. А. Заключение // Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). Л., 1988. С. 126—129.

Слемнев Н. Н. Фотосинтез // Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). Л., 1988. С. 6—31.

Умаров К. У., Якунин Г. Н. Почвы // Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). Л., 1988. С. 176—181.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Яговцева Л. Н. Водный режим растений Центральных Каракумов // Водный обмен в основных типах растительности СССР. Новосибирск, 1975. С. 180—188.

SUMMARY

The intensity of plants transpiration in one of the most typical communities of Mongolian dry steppes was studied. The calculation of effectiveness of water utilization has shown that there are rather strong differences between 8 basic species of the community. They spend 1400 to 2700 g of water to build 1 g of dry mass depending on species. *Stipa krylovii* uses the water most effectively. Two other species of the genus growing in communities of Northern Gobi desert steppes and Trans Altai Gobi steppe deserts also use water effectively. The water consumption by most widespread communities of dry steppes as a whole was determined. More than 85 % precipitations are spent by plant cover during a vegetation period.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.522.3 (571.65)

© **О. А. Мочалова**

РОД *SPARGANIUM* (*SPARGANIACEAE*) В МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

O. A. MOCHALOVA. THE GENUS *SPARGANIUM* (*SPARGANIACEAE*) IN THE MAGADAN REGION

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
685000 Магадан, Портовая, 18
Тел. 8-(4132) 635332
Факс 8-(4132) 634463 (GMT + 11)
E-mail: mochalova@ibpn.ru
Поступила 18.03.2008

Приведена информация о видовом составе, распространении и экологии 7 видов рода *Sparganium,* произрастающих на северном побережье Охотского моря и в бассейне верхнего течения р. Колыма, полученная в результате обработки гербарных фондов MAG, VLA, LE, MW, MHA и собственных полевых исследований. Впервые для Магаданской обл. приводится *S. probatovae* Tzvel. Составлен ключ для определения ежеголовников в Магаданской обл. Проведено сравнение особенностей распространения и экологии *Sparganium hyperboreum, S. angustifolium, S. emersum* в Магаданской обл. и Республике Саха (Якутия).

Ключевые слова: виды *Sparganium,* распространение, северная Охотия, Колыма, северо-восток Азии.

Видовое разнообразие ежеголовников в Магаданской обл. невелико, но из-за сложностей в определении видов *Sparganium* сведения об их распространении и экологии в регионе требовали уточнения. В данной статье приведена информация о видовом составе, распространении и экологии 7 видов *Sparganium,* произрастающих на территории области (без Чукотского АО), полученная в результате просмотра сборов ежеголовников в гербарных коллекциях Института биологических проблем Севера (ИБПС) (MAG), Биолого-почвенного института (БПИ) (VLA), Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) (LE), биологического факультета МГУ (MW) и Главного Ботанического сада (MHA), а также собственных полевых исследований.

Было обнаружено множество образцов, определенных как *Sparganium* sp., или же многократно по-разному переопределявшихся разными ботаниками. Это связано как с разнообразием форм, образуемых ежеголовниками, произрастающими в разных водоемах (наземные, погруженные...) и с легкой гибридизацией ряда видов, так и с плохой сохранностью соплодий в гербариях. Поэтому были проведены целенаправленные сборы видов рода *Sparganium,* произрастающих в разных типах водоемов Магаданской обл., изучение их основных морфологических признаков сначала на живом, а потом на гербарном материале, при этом основное внимание уделялось вегетативным признакам. Характеризовались особенности экологии и распространения ежеголовников. В результате критической ревизии доступных гербарных сборов были уточнены видовой состав и данные по распространению, выявлены специфические особенности ежеголовников с северо-востока Азии, составлен ключ для определения видов *Sparganium* из нашего региона, основанный в первую очередь на вегетативных признаках.

По районированию, принятому в сводке по флоре Дальнего Востока (Сосудистые.., 1985), рассматриваемая территория соответствует двум флористическим районам: 1 — Охотскому (северная и часть центральной Охотии), включающему северное побережье Охотского моря в пределах Магаданской обл.; 2 — Колымскому (Колыма), в который входит бассейн верхнего течения р. Колымы. Граница между этими районами проходит по водоразделу рек Охотского бассейна и бассейна р. Колымы. Для этой территории А. П. Хохряков (1985) приводит 6 видов ежеголовников: *Sparganium angustifolium*, *S. emersum*, *S. glomeratum*, *S. gramineum*, *S. hyperboreum*, *S. natans*. Позднее Н. Н. Цвелёв (1996) указывает только 3 вида — *S. angustifolium*, *S. gramineum*, *S. hyperboreum*. Кроме того, сведения о местонахождениях некоторых ежеголовников имеются у А. П. Хохрякова (1987), О. А. Мочаловой (2003). Нами впервые для области приводится *S. probatovae* Tzvel.

Для северо-востока Азии характерно широкое распространение вегетативных форм ежеголовников, даже к концу лета в водоеме не всегда возможно найти цветущие или плодоносящие экземпляры. Кроме того, в регионе нередки ежеголовники, размеры листьев, цветов, плодов которых находятся на нижнем пределе размеров, указываемых для видов в определительных ключах. Наземные формы *Sparganium* в области редки, они, как правило, совсем невысокие, полупростратные. Преобладают погруженные растения, растущие в различных типах озер, а также простратные растения, продолжающие расти на высохших участках торфянистых мочажин и сплавин.

Sparganium angustifolium Michx. Циркумполярный бореальный вид, нечастый в области. Основными местообитаниями являются озера, как крупные олиготрофного типа, так и наиболее широко представленные в области небольшие термокарстовые озера в тундрах и лиственничных редколесьях. Иногда произрастает по старицам рек с медленным течением и с торфяно-галечным дном. *S. angustifolium* изредка встречается в бассейне Охотского моря (в бассейнах рек Кава, Челомджа, Яна, Танон, Яма), реже — в бассейне р. Колымы (Сеймчано-Буюндинская впадина). Плодоносит нечасто, встречается в основном в вегетативном состоянии — растения размером около 0.5 м, с коротким стеблем и погруженными, в верхней части плавающими листьями.

Sparganium emersum Rehm. (*S. simplex* Huds.). Циркумполярный бореальный вид, спорадически распространенный в Магаданской обл. Более часто встречается в бассейне верхнего течения р. Колымы: около устья рек Балыгычан, Коркодон, в низовьях р. Буюнда (притока р. Колымы), в окр. пос. Сеймчан (Среднеканский р-н), пос. Агробаза (Тенькинский р-н), окр. пос. Эльген (Ягоднинский р-н). Однако только в устье р. Балыгычан *S. emersum* нередок. В Охотии известен с р. Тауй (пос. Талон) и р. Халанчига (в бассейне р. Яма). Растет вдоль берегов старичных и лесных озер, изредка — по небольшим, обычно пересыхающим озеркам по долинам рек, нередко встречается вдоль берегов озер с крупноосоково-травянистыми сплавинами. Произрастает на мелководьях (0.3—0.7 м глубины), растения прямостоячие, с толстыми губчатыми листьями, немного возвышающиеся над водой (0.5—0.8 м, включая подводную часть). Преобладают погруженные растения, изредка встречается наземная форма. Плодоносит редко, только в районе устья р. Балыгычан отмечалось хорошее цветение и плодоношение.

Sparganium glomeratum (Laest.) L. Neum. Циркумполярный бореальный вид, очень редкий в области. Сборы имеются с самого юго-запада области — несколько сборов разных лет с р. Тауй из окр. пос. Талон. На р. Колыме достоверно известен из долинных озер в устье р. Балыгычан, также приводится для окр. пос. Сеймчан (Хохряков, 1985), но эти сборы нам неизвестны. Растет в старичных озерах, затонах, в долинных озерах с торфянистым дном. Невысокие прямостоячие частично погруженные в воду растения, размер которых не превышает 0.5 м. Преобладание наземных форм, часто отмечающееся в определительных ключах, для нашего региона не типично.

Sparganium gramineum Georgi (*S. friesii* Beurl.). Евразиатский бореальный вид, очень редкий в Магаданской обл. Вид собирался только в 3 местонахождениях на р. Колыме, в окр. пос. Верхний Сеймчан, на Намаканских озерах (в 170 км ниже пос. Сеймчан) и на притоке р. Колымы — р. Таскан. Произрастает в олиготрофных долинных и тундровых озерах с торфянистым грунтом.

Sparganium hyperboreum Laest. Циркумполярный гипоарктический вид, широко распространенный в области. Самый массовый вид как в Охотии (гербарные сборы из 18 местонахождений), так и на Колыме (сборы из 13 местонахождений). Ежеголовник северный встречается в наиболее разнообразных типах водоемов — чаще в тундровых и лесных озерах, также в мочажинах на болотах, в озерах, старицах, медленно текущих протоках. Полиморфный вид, в области преобладают погруженные в воду растения размером от 0.2—0.3 до 1 м. Нередко поверхность небольших термокарстовых озер бывает полностью покрыта листьями *S. hyperboreum,* а плодоносящие (цветущие) растения составляют менее 10 %.

Sparganium natans L. (*S. minimum* Wallr.). Циркумполярный бореальный вид. Очень редкий в области вид, достоверно известный только из одного пункта — Колыма, старопойменное озеро в долине р. Колымы в 120 км ниже пос. Сеймчан. Приводился для Охотии — долине р. Тауй (Хохряков, 1985), но имеющиеся в гербарии ИБПС образцы, определенные как *S. minimum,* относятся к *S. probatovae.*

В паре близких видов *S. hyperboreum* — *S. natans,* различия в ширине листьев и размерах растений, часто используемые в ключах (Тимохина, 1988; Цвелёв, 1996; Hitchcook et al., 1990), в нашем регионе выражены плохо. V. Harms (1973) был обработан массовый гербарный материал по *S. hyperboreum* и *S. minimum* (=*S. natans*) из Северной Америки, в особенности с Аляски и из сопредельных районов Канады для выявления основных диагностических признаков этих видов. На основе количественного анализа морфологических особенностей этих видов автором были выделены признаки как типичных растений, так и их переходных форм и гибридов. Основываясь на этих признаках, можно сказать, что на северо-востоке Азии преобладают типичные *S. hyperboreum,* а *S.natans* с Колымы и с Камчатки соответствуют группе, охарактеризованной V. Harms (1973) как «pedunculate *S. minimum*». Редкий в регионе *S. natans* представлен мелкими относительно узколистными экземплярами с нижними пестичными головками на ножках, что, видимо, следует комментировать во «Флорах...». При определении *S. natans* удобно использовать толщину листьев: тонкие, просвечивающиеся, с видимыми на просвет поперечными жилками. Отметим, что в Америке *S. hyperboreum* распространен преимущественно в Арктике и Субарктике, а *S. natans* — в зоне темнохвойной тайги и в горных районах лесной зоны, на Аляске произрастают оба вида (Harms, 1973; Cook, Nicholls, 1986).

Sparganium probatovae Tzvel. Вид описан в 1984 г. по сборам из северо-восточной Корякии (Цвелёв, 1984). Вероятно, является результатом гибридизации

S. emersum × *S. hyperboreum*. Имеет широкие губчатые листья с очень слабо выраженной средней жилкой на нижней стороне листа и крупные широковеретеновидные плоды на длинной ножке. При описании ареала характеризовался как эндем (Цвелёв, 1984, 1996). К этому таксону принадлежит несколько старых сборов ежеголовников из гербария ИБПС, определенных как *S. natans, S. hyperboreum, S. emersum*. Эти образцы, на наш взгляд, можно охарактеризовать как нетипичные *S. hyperboreum* с листьями с плохо выраженной центральной жилкой, более широкими, чем у типичного *S. hyperboreum*, с достаточно толстыми, губчатыми листьями. В гербарии ИБПС имеются сборы с Колымы: среднее течение р. Буюнда (Среднеканский р-н, ручей Звериный, 28 VIII 1982, М. Мазуренко, О. Хохрякова), окр. пос. Сеймчан (Среднеканский р-н, пристань Сеймчан, протока в пойме р. Колымы, 29 VII 1974, А. Н. Беркутенко), а также из Охотии: р. Тауй (Ольский р-н, пос. Талон, берег заводи, 8 IX 1982, А. П. Хохряков), оз. Чистое (Ольский р-н, старица, 2 VIII 1997, О. А. Мочалова) и р. Кава (Ольский р-н, старичное озеро около устья р. Чукчи, 16 VI 2004, О. А. Мочалова). Дублеты трех из них переданы в гербарий Института биологии внутренних вод (ИБВВ) (IBIW). Так как сборы растений, соответствующих диагнозу *S. probatovae,* немногочисленны и исчисляются, видимо, всего 10—15 листами в разных коллекциях, то говорить однозначно о таксономическом статусе этого вида пока рано. Этот гибридогенный таксон требует дополнительного исследования.

Приведем ключ для определения видов рода *Sparganium* в Магаданской обл., составленный на основе уже опубликованных ключей (Harms, 1973; Цвелёв, 1984, 1996; Cook, Nicholls, 1986; Хохряков, 1987; Лисицына, Папченков, 2000,) с изменениями и дополнениями, учитывающими особенности растений на данной территории. Все 7 видов имеют неветвящееся простое или с 1—2 ветвями при основании соцветие и тонкие, бесцветные листочки околоцветника.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *SPARGANIUM*

1. На нижней стороне смоченных в воде листьев средняя жилка хорошо заметна (развита сильнее остальных жилок). Тычиночных головок (1) 2—5 . . . . 2.

+ Средняя жилка не выделяется среди остальных также слабо заметных жилок. Тычиночная головка 1 . . . . 6.

2. На нижней стороне листьев есть острый или тупой киль, листья (живые или в размоченном виде) в сечении трехгранные, достаточно толстые . . . . 3.

+ Листья без киля, с заметной, иногда немного выступающей снизу средней жилкой, плоские или выпуклые . . . . 4.

3. Киль острый крыловидный, в гербарии нередко выглядит как складка на нижней стороне листа. Листья довольно широкие (5—10 мм шир.), растения прямостоячие (до 0.5 м), частично погруженные в воду. Нижний прицветный лист в (2)3—4 раза длиннее соцветия. Пестичные соцветия и соплодия (3—5 шт.) скучены у верхушки стебля, головки сидячие. Преимущественно озерный вид . . . . *S. glomeratum* Laest. ex Beurl.

+ Киль тупой, листья в сечении плоско-трехгранные, достаточно толстые и широкие, губчатые. На влажных листьях на просвет виден узор из темных продольных жилок, связанных такими же темными поперечными жилками. Нижний прицветный лист меньше или едва превышает соцветие. Соцветие сильно расставленное, с внепазушными и сидячими пестичными головками . . . . *S. emersum* Rehm.

4. Листья узкие (1—3 мм шир.) и очень длинные (1 м и более), почти нитевидные (могут быть вдоль сложенные), с хорошо заметной снизу средней жилкой. Стебли слабые, плавающие. Соцветие вытянутое, обычно с 1—2 длинными ветвями у основания и расставленными головками. Плоды овальные, резко переходящие в крючковато загнутый носик, в головке носики обычно направлены в разные стороны. Растение олиготрофных озер . . . . *S. gramineum* Georgi

+ Листья более широкие, 3—7(10) мм, со слабо выделяющейся (заметной только в размоченном состоянии) средней жилкой . . . . 5.

5. Листья 3—6 мм шир., тонкие, длинные, на верхушке заостренные. Стебель обычно плавающий. Основания прицветных и изредка верхних листьев широко стеблеобъемлющие, с широкой

пленчатой каймой. Соцветие простое, короткое, с 2—3 женскими и 2—4 тесно сближенными мужскими головками. Плоды темно-желтые, веретеновидные, вверху постепенно суживающиеся, с перехватом посередине . . . . *S. angustifolium* Michx.

+ Листья 5—8 мм шир., толстоватые, плоско выпуклые. Стебель относительно короткий и плотный, обычно плавающий, основания листьев такой же ширины как и листья, слабо стеблеобъемлющие. Соцветие расставленное, с несколькими сидячими и с 1(2) внепазушными пестичными головками. Плоды на ножке, широковеретеновидные, зрелые неизвестны . . . . *S. probatovae* Tzvel.

6 (1). Листья плавающие, узкие (2—3 мм шир.) и толстые, но немного просвечивающие (в свежесобранном или в размоченном состоянии), на просвет видны поперечные жилки. На тонком плавающем стебле менее 5 длинных междоузлий. Соцветие с внепазушными, неравномерно расставленными женскими головками, нижние из которых на длинных ножках, верхние — часто скученные, с вплотную примыкающей тычиночной головкой. Плоды широкояйцевидные, на верхушке туповатые с едва заметным носиком . . . . *S. hyperboreum* Laest.

+ Листья более широкие, 3—6 мм, тонкие, просвечивающие, обычно приподнимающиеся над водой. Стебель прямостоячий, с более чем 5 междоузлиями. В соцветии головки расставлены равномерно, мужские отделены от женских заметным междоузлием, нижние пестичные головки обычно на ножках. Плоды овальные или обратнояйцевидные с перетяжкой ниже середины. Растения мелководий . . . . *S. natans* L.

Публикации, посвященные особенностям биологии и распространения рода *Sparganium* на северо-востоке Азии, единичны. Кроме обработок рода во «Флорах» (Тимохина, 1988; Цвелёв, 1996), большой интерес представляет статья об особенностях биологии и распространения ежеголовников в Республике Саха (Якутия) (Takahashi et al., 2001). Авторами были составлены точечные карты распространения видов *Sparganium* на территории Якутии, все местонахождения были объединены в группы по признакам географических координат, речных бассейнов, типов водоемов и т. п. Различными статистическими методами были проанализированы особенности распространения 4 обычных в Якутии видов: *S. angustifolium* (17 местонахождений), *S. emersum* (49), *S. hyperboreum* (55), *S. natans* (22 местонахождения) и прослежена их корреляция с географическими, климатическими и экологическими факторами. При сравнении их данных с особенностями распространения ежеголовников в Магаданской обл. можно рассматривать только 3 нередких вида: *S. angustifolium* (13 местонахождений), *S. emersum* (7), *S. hyperboreum* (31 местонахождение).

Распространение *Sparganium* в Якутии наиболее четко связано с климатическими условиями. Ареал *S. emersum* хорошо коррелирует с районами с высокой средней июльской температурой (выше +16 °С) и малым количеством осадков (200—300 мм), он имеет наиболее узкий климатический оптимум. *S. emersum* предпочитает слабо эвтрофные водоемы (Takahashi et al., 2001). Основные местонахождения этого вида в Магаданской обл. — континентальные районы, где средняя июльская температура составляет 15—17 °С , а количество осадков — 280—350 мм. Основные места произрастания *S. emersum* расположены в пределах равнинных участков в долине р. Колымы, в озерах и старицах, однако в отличие от Якутии он растет в мезотрофных и слабомезотрофных условиях.

S. angustifolium в Якутии достаточно редок, но спорадически встречается и на севере, и на юге республики. Зависимость его распространения от летних климатических условий выражена слабо, хотя наибольшее количество местонахождений приходится на районы с июльской температурой 12—16 °С. В Магаданской обл. этот вид также встречается спорадически и в бассейне Охотского моря, и в бассейне р. Колымы.

S. hyperboreum в Якутии распространен в наиболее разнообразных климатических условиях по сравнению с остальными видами ежеголовников. Однако предпочитает средние июльские температуры в 8—16 °С и также невысокое количество осадков. Произрастает преимущественно в олиготрофных местонахождениях, встречаясь в тундровой и в таежной зонах (Takahashi et al., 2001). В нашем регионе *S. hyperboreum* встречается как в районах с континентальным климатом, так и в бассейне Охотского моря, где климат умеренно континентальный (средняя июльская температура составляет 10—12(14) °С, а количество осадков — более 300—400 мм). Основные его местообитания — различные типы олиготрофных озер с торфянистыми грунтами. Вместе с *Hippuris vulgaris* он доминирует практически во всех небольших термокарстовых озерах.

Интересно, что места произрастания *S. emersum* и *S. hyperboreum* в Якутии перекрываются очень слабо. Однако в Магаданской обл., в основном в бассейне верховий р. Колымы, местонахождения этих видов часто совпадают, но произрастают *S. emersum* и *S. hyperboreum* обычно в разных типах водоемах, различаясь по экологии. Наиболее разнообразным видовым составом ежеголовников характеризуются долинные и лесные озера, однако даже в них обычно произрастает 2, редко 3 вида *Sparganium.*

Всего в Магаданской обл. встречается 7 видов *Sparganium,* из которых *S. glomeratum*, *S. gramineum, S. natans*, *S. probatovae* очень редки; *S. hyperboreum* обычен, а *S. angustifolium* и *S. emersum* встречаются нередко, но распространены спорадически.

Благодарности

В заключение выражаю благодарность В. Г. Папченкову и А. А. Боброву (ИБВВ, пос. Борок) за консультации и неоценимую помощь в определении гербарного материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта ДВО РАН (грант 06-III-А-06-177).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лисицына Л. И., Папченков В. Г. Флора водоемов России (определитель сосудистых растений). М., 2000. 238 с.

Мочалова О. А. Флористические находки в бассейне среднего течения реки Колымы (Магаданская область) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 139—144.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. 398 с.

Тимохина С. А. Сем. Ежеголовниковые — *Sparganiaceae* // Флора Сибири. Т. *Lycopodiaceae* — *Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988. С. 88—92.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 395 с.

Хохряков А. П. Флористические особенности долины р. Кава (северная Охотия) // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области. Владивосток, 1987. С. 38—44.

Цвелёв Н. Н. Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 232—242.

Цвелёв Н. Н. Сем. Рогозовые — *Typhaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1996. Т. 8. С. 346—354.

Cook C. D. K., Nicholls M. S. A monographic study of the genus *Sparganium* (*Sparganiaceae*) // Botanica Helvetica. 1986. Vol. 96. N 2. P. 213—267.

Harms V. L. Taxonomic studies of North America *Sparganium. Sparganium hyperboreum* and *S. minimum* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. P. 1629—1641.

Hitchcook C. L. et al. Flora of the Pacific Northwest. University of Washington Press, Seattle and London, 1990. 730 p.

Takahashi H., Volotovskyi K., Sato T. A quantitative comparison of distribution patterns in four common *Sparganium* Species in Yakutia, Eastern Siberia // Acta Phytotax Geobot. 2001. Vol. 51 (2). P. 155—167.

SUMMARY

The results of revision of *Sparganium* species occuring on the northern coast of the Sea of Okhotsk and the Upper Kolyma River basin are given. The genus is represented there by 7species: *Sparganium angustifolium* Michx., *S. emersum* Rehm., *S. glomeratum* (Laest.) L. Neum., *S. gramineum* Georgi, *S. hyperboreum* Laest., *S. natans* L. A hybrid species *S. probatovae* Tzvel. is new to the flora of the Magadan Region. The key for identification of *Sparganium* species is given. The distribution and ecology of *Sparganium* from the Magadan Region and Sakha (Yakutia) are compared.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.651)

© Н. А. Секретарева

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ ПОЛЯРНОГО УРАЛА ВИДЫ РОДА *TARAXACUM* (*ASTERACEAE*)

N. A. SEKRETAREVA. SPECIES OF THE GENUS *TARAXACUM* (*ASTERACEAE*) NEW TO THE FLORA OF THE POLAR URAL

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 05.11.2008

Сообщается о находке *Taraxacum arcticum*, который ранее не был отмечен для Полярного Урала. Уточнено местонахождение *Taraxacum macilentum* — вида, спорадично распространенного в данном регионе.

Ключевые слова: новые местонахождения видов, род *Taraxacum*, Полярный Урал.

Наиболее полные обобщенные сведения по флоре Полярного Урала в XX в. были представлены в работах П. Л. Горчаковского (1966, 1975) и К. Н. Игошиной (1966). Однако исследования продолжались и после выхода этих фундаментальных сводок. Значительный вклад в изучение флоры региона внесли А. Н. Кулиев и В. В. Морозов (1988, 1989, 1991), а также Е. Е. Кулюгина (2007), которые в основном обследовали западный макросклон Полярного Урала. На восточном макросклоне изучение флоры длительное время проводили сотрудники Института экологии растений и животных УрО РАН, которые опубликовали скорректированный и наиболее полный на настоящий момент список видов растений Полярного Урала и прилегающих к нему территорий (Князев и др., 2006).

В июле 2005 г. нами проводились геоботанические и флористические исследования в районе среднего течения р. Б. Пайпудыны при впадении в нее ручья Развильного. Эта территория расположена в 25 км к северо-востоку от ж.-д. ст. Полярный железной дороги Сейда—Лабытнанги, проходящей сквозь Уральский хребет на широте 67° с. ш. Долина р. Б. Пайпудыны расположена на высоте около 200 м над ур. м., окружена справа и слева горными хребтами, достигающими высоты 600—800 м над ур. м. На горных склонах четко выражены 2 пояса: подгольцовый и горно-тундровый (гольцовый). В нижней части склонов и на древней надпойменной террасе попадаются лишь отдельные деревья *Picea obovata* Ledeb. и *Larix sibirica* Ledeb.

В районе ручья Развильного в 1990-е годы проводил (в основном в пределах подгольцового пояса) флористические сборы Б. А. Юрцев. Его полевые наблюдения нашли отражение в характеристике растительности контрастных геохимических условий (Юрцев и др., 2004). К первоначальному полевому списку Б. А. Юрцева нам удалось добавить 36 видов. На данный момент флора исследуемого района составляет 262 таксона в ранге видов и подвидов, относящихся к 49 семействам и 140 родам. В результате более тщательного обследования горно-тундрового пояса нами обнаружен *Taraxacum arcticum* — новый вид для Полярного Урала, а также уточнено местонахождение другого вида — *T. macilentum*.

Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst. — широко распространенный арктический хионофильный вид, проникающий местами в субарктические высокогорья. В европейской части России вид обычен на архипелаге Новая Земля, имеются сведения о произрастании его на Югорском п-ове (Арктическая.., 1987 : 308—309; Красная.., 2006 : 230), но на Полярном Урале до сих пор найден не был. Он обнаружен нами в горно-тундровом поясе на седловине горной гряды (между ручьями Обрывистым и Развильным) на высоте около 700 м над ур. м. В нивальных тундрах, где доминируют *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge, *Pachypleurum alpinum* Ledeb., *Salix polaris* Wahlenb., *Silene acaulis* (L.) Jacq., этот одуванчик весьма обилен. Был также найден и среди развалов крупных камней в начале ската с седловины. Данная находка еще раз подтверждает достаточно тесную связь Полярного Урала с Арктикой в определенные исторические моменты.

T. macilentum Dahlst. — преимущественно сибирский, отмеченный в арктических районах Аляски и Канады гипоарктический вид. Этот одуванчик — один из наиболее распространенных представителей рода *Taraxacum* в Арктике, но на территорию европейской части России заходит незначительно (Арктическая.., 1987 : 284—286). Ближайшие местонахождения вида — Новая Земля и Карско-Байдарацкое побережье (Карская тундра). Для Полярного Урала приводился без точного указания места сбора (Князев и др., 2006). В районе исследования преимущественно произрастает в подгольцовом поясе в дриадовых тундрах, нередко у подножия известковых останцов. Часто отмечается и на нарушенных участках вездеходной колеи.

Гербарные листы *Taraxacum arcticum*, нового для Полярного Урала вида, переданы на хранение в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Н. Н. Цвелёву, подтвердившему определения видов одуванчиков.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49583) и по программе «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора. Л., 1987. Т. 10. 411 с.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала. Свердловск, 1966. 270 с.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорий Урала. М., 1975. 283 с.

Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 135—223.

Князев М. С., Морозова М. А., Шурова Е. А. Видовое разнообразие и охраняемые виды. Флористический список сосудистых растений // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург, 2006. С. 42—159.

Красная книга Ненецкого автономного округа / Под ред. Н. В. Матвеевой, О. В. Лавриненко, И. А. Лавриненко. Нарьян-Мар, 2006. 450 с.

Кулиев А. Н., Морозов В. В. Островные редколесья западного макросклона Полярного Урала // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1446—1455.

Кулиев А. Н., Морозов В. В. Новые данные о распространении сосудистых растений на Пай-Хое и Полярном Урале // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1323—1330.

Кулюгина Е. Е. Флора сосудистых растений горнотундрового пояса // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала: Наземные экосистемы. Сыктывкар, 2007. С. 142—159.

Морозов В. В., Кулиев А. Н. О некоторых флористических рубежах в свете новых находок на востоке Большеземельской тундры и западном макросклоне Полярного Урала // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 339—350.

Юрцев Б. А., Алексеева-Попова Н. В., Дроздова И. В., Катаева М. Н. Характеристика растительности и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях. 1. Кальцефитные и ацидофитные сообщества // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 1. С. 28—41.

SUMMARY

A record of *Taraxacum arcticum*, a new species for the Polar Ural, is reported. Data on the locality of a rare species *T. macilentum* in the region are presented.

УДК 581.9 (571.621)

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 8

© Т. А. Рубцова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

T. A. RUBTSOVA. FLORISTIC RECORDS IN THE JEWISH AUTONOMOUS REGION

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
679000 Биробиджан, ЕАО, ул. Шолом-Алейхема, 4
Факс (42622) 61362
E-mail: ecolicarp@mail.ru
Поступила 29.09.2008

Приведены новые данные о распространении 10 таксонов высших сосудистых растений, впервые отмеченных на территории Еврейской автономной области; 4 вида новые для Буреинского флористического района — *Cerasus grandulosa*, *Chenopodium polyspermum*, *Lotus corniculatus*, *Morus alba*.

Ключевые слова: флористические находки, сосудистые растения, Еврейская автономная область, Среднее Приамурье.

Данные о новых находках сосудистых растений были получены на основе гербарного материала, собранного в полевые сезоны 2006—2008 гг. на территории Еврейской автономной области (ЕАО) в бассейне среднего течения р. Амур. При подготовке статьи использованы материалы регионального гербария (VLA), частично — гербариев Москвы (MHA) и С.-Петербурга (LE). Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), за исключением оговоренных случаев. Виды расположены по системе Энглера. Флористические районы российского Дальнего Востока (РДВ) приведены по С. С. Харкевичу (Сосудистые.., 1985). Звездочкой обозначены заносные виды. Гербарные образцы растений хранятся в Лаборатории региональных биоценологических исследований Института комплексного анализа региональных проблем (ИКАРП) ДВО РАН (г. Биробиджан), дубликаты переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова (LE), частично — в региональный Гербарий БПИ ДВО РАН (VLA).

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. — Облученский р-н, долина верхнего течения р. Помпеевка, на береговых скалах, 29 VII 2007, И. А. Крещенок, Т. А. Рубцова.

Указывается для большинства флористических районов РДВ (Сосудистые.., 1991). Космополитный особо активный вид (Шлотгауэр и др., 2001; Старченко, 2008). Местонахождение на территории ЕАО устраняет разрыв между известными местами сбора растения в Хабаровском крае и Амурской обл.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — Облученский р-н, верховье р. Лев. Каменушка, гора Студенческая (1421 м), вершина горы, гольцы, 8 VI 2006, Т. А. Рубцова.

Циркумполярный, арктоальпийский вид с широким ареалом (Шлотгауэр и др., 2001). Приводится для всех флористических районов РДВ, кроме Нюкжинского, Нижне-Зейского и Южно-Курильского (Сосудистые.., 1985).

Morus alba L. — Октябрьский р-н, р. Амур, о-в Бархатный, долинный широколиственный лес, 28 VII 2006, Т. А. Рубцова.

Популяция *Morus alba* на о-ве Бархатный насчитывает до 20 деревьев, включая подрост. Самые высокие деревья достигают высоты 12 м, диаметра — 15 см. Несколько деревьев отмечены и на левом берегу р. Амур недалеко от указанного острова.

Вид приводится как культивируемый в Китае и дичающий в теплоумеренных районах северного полушария (Сосудистые.., 1991). На РДВ отмечен для Хабаровского края (Уссурийско-Амурский флористический район), где культивируется и дичает (Шлотгауэр и др., 2001). Для Амурской обл. вид не отмечен (Старченко, 2008). Новый для флоры Буреинского флористического района.

**Chenopodium polyspermum* L. — Облученский р-н, заповедник «Бастак», 39-й км автодороги Биробиджан—Кукан, берег ручья, 28 VIII 2007, В. В. Грибков, Т. А. Рубцова.

Вид распространен в Европе, Малой Азии, Западной и Восточной Сибири. В сводке «Флора российского Дальнего Востока» (2006) *Chenopodium polyspermum* приводится для Уссурийского флористического района (верховье р. Хор) по сборам И. Б. Вышина и В. Ю. Баркалова 1987 г. Встречается на рудеральных местообитаниях. Для Хабаровского края и Амурской обл. вид не отмечен (Шлотгауэр и др., 2001; Старченко, 2008). Данная точка вторая на российском Дальнем Востоке. Новый для Буреинского флористического района.

Anemonastrum sibiricum (L.) Holub — Облученский р-н, верховье р. Лев. Каменушка, гора Студенческая (1421 м), гольцы, 8 VI 2006, Т. А. Рубцова.

Арктоальпийский вид (Шлотгауэр и др., 2001), распространенный в материковых районах Азии и Америки (Старченко, 2001). Указывается для большинства флористических районов РДВ (кроме Колымского, Алданского, Нюкжинского, Даурского, Командорского, Северо-Курильского, Нижне-Зейского, Южно-Сахалинского и Южно-Курильских) и Восточной Сибири (Сосудистые.., 1995). Вид отмечается для Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001) и Амурской обл. (Старченко, 2008). Местонахождение на территории ЕАО устраняет разрыв между известными местами сбора растения в Хабаровском крае и Амурской обл.

Cerasus glandulosa (Thunb.) Loisel. (*Microcerasus humilis* (Bunge) Roem.) — Биробиджанский р-н, окр. с. Опытное поле, долинный лес, 20 VIII 2008, Т. А. Рубцова.

Неморальный вид, основная часть ареала которого находится в северном и северо-восточном Китае. В России был известен в южном Приморье (Уссурийский флористический район) и в окрестностях г. Благовещенска (Нижне-Зейский флористический район) (Коропачинский, Встовская, 2002; Недолужко, 1995; Сосудистые.., 1996; Старченко, 2008; Черепанов, 1995). В соседнем Хабаровском крае *Cerasus glandulosa* не отмечен (Шлотгауэр и др., 2001). С. С. Харкевич и Н. Н. Качура (1981) вид рекомендуется к охране на Дальнем Востоке России. Новый для Буреинского флористического района, на территории ЕАО вид растет на северо-восточной границе ареала.

Rubus crataegifolius Bunge — г. Биробиджан, западная окраина, левый берег р. Бира, долинный широколиственный лес, 25 VIII 2006, Т. А. Рубцова, В. В. Сухомлинова.

Неморальный вид, распространенный преимущественно в пределах Восточно-Азиатской флористической области (Старченко, 2007). На РДВ указывается для Уссурийского и Нижне-Зейского флористических районов (Сосудистые.., 1996), отмечен в Хабаровском крае (Шлотгауэр и др., 2001) и Амурской обл. (Старченко, 2008). Местонахождение на территории ЕАО устраняет разрыв между известными местами сбора растения в Хабаровском крае и Амурской обл.

Sorbaria grandiflora (Sweet) Maxim. — Облученский р-н, верховье р. Лев. Каменушка, гора Студенческая (1421 м), вершина горы, гольцы, 8 VI 2006, Т. А. Рубцова.

Восточносибирско-дальневосточный вид, распространенный на юге Дальнего Востока (до Охотского флористического района) и в Восточной Сибири (Сосудистые.., 1996). Вид приурочен к каменистым осыпям, скалам, галечникам, сухим каменистым склонам от лесного пояса до горных тундр (Сосудистые.., 1996). Указан для Хабаровского края и Амурской обл. (Шлотгауэр и др., 2001; Старченко, 2008).

Ledum decumbens (Alt.) Lodd. ex Steud. — Облученский р-н, верховье р. Лев. Каменушка, гора Студенческая (1421 м), вершина горы, гольцы, 8 VI 2006, Т. А. Рубцова.

Циркумполярный высокоактивный вид (Шлотгауэр и др., 2001), распространенный в материковых районах Азии и Америки (Старченко, 2001).

Указывается для большинства флористических районов РДВ (кроме Южно-Сахалинского и Южно-Курильских флористических) (Сосудистые.., 1991), отмечен в соседних с ЕАО Хабаровском крае (Шлотгауэр и др., 2001) и Амурской обл. (Старченко, 2008).

**Lotus corniculatus* L. — г. Биробиджан, южная окраина, на газонах, 11 VII 2008, Т. А. Рубцова.

Заносный вид, распространенный в Европе, Азии и Африке. На Дальнем Востоке России отмечаются единичные местонахождения на рудеральных местообитаниях в Уссурийском, Нижне-Зейском флористических районах. Вид отмечен в соседних с ЕАО Хабаровском крае в северной части Сихотэ-Алиня (Шлотгауэр и др., 2001) и в южной части Амурской обл. (Старченко, 2008). Данная точка новая для Буреинского флористического района.

Благодарности

Автор благодарна за совместное участие в полевых работах Н. В. Матвеенко, И. А. Крещенок, за предоставленные гербарные материалы В. В. Грибкову (*Chenopodium polyspermum*), В. В. Сухомлиновой (*Rubus crataegifolius*).

Исследования флоры Еврейской автономной области были проведены при финансовой поддержке грантов ДВО РАН № 06-I-П11-035, 06-III-А-06-180 и Программы ДВО РАН «Комплексные экспедиционные исследования природной среды в бассейне р. Амур».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.

Недолужко В. А. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток, 1995. 208 с.

Сосудистые растения советского дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л. (СПб.), 1985. Т. 1. 399 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; 1995. Т. 7. 395 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Старченко В. М. Флора Амурской области и вопросы ее охраны: Дальний Восток России. М., 2008. 228 с.

Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

Харкевич С. С., *Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 234 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шлотгауэр С. Д., *Крюкова М. В.*, *Антонова Л. А.* Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток; Хабаровск, 2001. 195 с.

SUMMARY

Ten taxa of higher vascular plants are recorded for the first time in the Jewish Autonomous Region. The data on their distribution are cited. 4 species are new to the Bureya floristic region: *Cerasus glandulosa*, *Chenopodium polyspermum*, *Morus alba*, *Trigonella grandiflora*.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.75.582 + 582.734

© **А. Я. Григорьевская,[1] Е. С. Гамаскова,[1] А. И. Пащенко,[2]**
Н. С. Кожухарь[2]

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ *POTENTILLA PIMPINELLOIDES* (*ROSACEAE*) В КАМЕННОЙ СТЕПИ (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

A. J. GRIGORJEVSKAYA, E. S. GAMASKOVA, A. I. PASHENKO, N. S. KOZHUKHAR. CURRENT STATE OF *POTENTILLA PIMPINELLOIDES* (*ROSACEAE*) IN THE KAMENNAYA STEPPE (VORONEZH REGION)

[1] Воронежский государственный университет
E-mail: gamaskova@mail.ru
[2] НИИСХ ЧЦП им. В. В. Докучаева
Каменная степь Таловского р-на, Воронежской области

Поступила 12.05. 2008
Окончательный вариант получен 28.11.2008

Сообщается о вымирании *Potentilla pimpinelloides* в Каменной степи Воронежской обл. Мезофитизация растительного покрова обосновывается длительной гидроклиматической аномалией. Даются рекомендации по режиму природопользования в целях стабилизации популяции *Potentilla pimpinelloides*.

Ключевые слова: *Potentilla pimpinelloides*, Каменная степь, природопользование.

Potentilla pimpinelloides L. является редким и реликтовым видом Среднерусской лесостепи, ареал которого охватывает Кавказ и Малую Азию. Ранее ее нередко называли *Potentilla tanaitica* Zing. О реликтовой природе *P. tanaitica* и признании ее самостоятельным видом в литературе идет полемика. Однако «на Среднерусской возвышенности это, безусловно, замечательный реликтовый тип, несомненно, южного родства и, разумеется, дочетвертичного возраста» (Камелин, 2001). На Среднерусской возвышенности она находится в изоляции со среднего голоцена и сохранилась в лесостепных сообществах известняковых обнажений, а также в луговых степях. Длительная изоляция способствовала образованию не только отличительных морфометрических признаков (Кожевникова, 1977), но и кариологических изменений (Машкин и др., 1982). Однако принято считать среднерусскую *Potentilla tanaitica* Zing. синонимом *Potentilla pimpinelloides* L.

На территории Воронежской обл. *Potentilla pimpinelloides* указывалась Н. С. Камышевым (1971) в Хреновской (Бобровский р-н) и Каменной (Таловский р-н) степях. Современное изучение флоры этих степей констатирует ее исчезновение в Хреновской степи и неудовлетворительное состояние в Каменной.

Она занесена в Список охраняемых растений Воронежской обл., что обязывает дать подробную фитоценотическую обстановку произрастания данного реликтового растения. На территории Среднерусской лесостепи *P. pimpinelloides* отмечается в Липецкой, Орловской и Воронежской областях и представлена 32 местонахождениями. За 50 лет лапчатка бедренцеволистная исчезла из 11 местонахождений (Скользнева, 1996). Структура и динамика ценопопуляций лапчатки хорошо изучена в условиях известнякового севера Среднерусской лесостепи, где на большей части ареала она не занимает доминирующего положения, что остро ставит вопрос о ее охране (Скользнева, 1996).

Цель статьи — характеристика современного состояния популяции *Potentilla pimpinelloides* и рекомендации по ее сохранению в Каменной степи.

Материал и методика

На плакорной косимой с 1912 г. залежи (урочище Сурчины) в Каменной степи *Potentilla pimpinelloides* отмечается на площади размером 60 × 32 м, где растет 32 особи. Маршрутным методом проведено обследование данной площади для выяснения экологической обстановки произрастания *P. pimpinelloides*. В разнотравно-злаковой степи с высотой травостоя более одного метра и общим проективным покрытием до 100 % *P. pimpinelloides* имеет высоту 30—40 см. На тонком слабо облиственном стебле особи насчитывается 4—7 цветков. Неудовлетворительное состояние популяции *P. pimpinelloides* потребовало изучения эколого-фитоценотической обстановки. Для этого была заложена пробная площадь размером 10 × 10 м и по методике Н. С. Камышева (1986) описано 10 площадок размером 1 м^2. Даны привязка пробной площади и характеристика окружающей растительности.

Приводим описание пробной площади от 19 VI 2007 г. Название ассоциации Bromopsis riparia—Filipendula vulgaris. Воронежская обл., Таловский р-н, Каменная степь, урочище Сурчины. Со всех сторон урочище окружено лесополосами. Почва — чернозем. Высота доминантов 1-го яруса — 95 см (*Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub), 2-го яруса — 55 см (*Filipendula vulgaris* Moench). Проективное покрытие доминантов 1-го яруса составляет 28.7 %, 2-го яруса — 21.6 %. Видовой состав травостоя и его характеристика приведены в таблице.

Видовой состав травостоя и его характеристика

Название растений	Обилие	Фаза	Ярус	Пробные площади, покрытие, %										
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	среднее
Chamaecytisys ruthenicus (Fisch. ex Woiosz.) Klaskova	2	в	2	2	1	1	1	1	2	—	1	—	1	1
Genista tinctoria L.	2	цв	2	—	—	—	1	—	1.5	1	—	2	2	0.65
Elytrigia repens (L.) Nevski	2	пл	2	4	1	1	1	1	—	—	1	0.5	1.5	1.1
Bromopsis inermis (Leyss.) Holub	5	пл	1	30	40	40	30	24	20	30	21	24	28	28.7
B. riparia (Rehm.) Holub	2	в	2	4	2	0.5	2	1	3	2	3	5	7	2.95
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	3	пл	2	5	2	—	2	—	1	—	—	1	—	1.1
Festuca valesiaca Gaud.	2	пл	2	—	—	—	2	1.5	—	1	1	1.5	1	0.8
Poa compressa L.	2	в	2	1	—	—	2	1.5	1.5	—	1.5	1	2	1.05
P. pratensis L.	5	пл	1	7	8	9	5	7	6	9	4	5	4	6.4
Stipa pennata L.	4	пл	1	5	1	—	4	5	2	1	4	7	6	3.5
Astragalus danicus Retz.	3	в	2	4	3	4	3	2	5	4	4	2	3	3.4
Coronilla varia L.	2	цв	2	1	—	—	1	1	—	—	1	0.5	—	0.45
Lotus corniculatus L.	2	цв	2	—	—	—	0.5	2	1	1.5	1	1	1	0.8
Onobrychis arenaria (Kit) DC.	2	цв	2	1	—	—	—	2	—	—	0.5	1	1	0.55
Trifolium alpestre L.	2	цв	2	—	—	—	1.5	2	—	1.5	1	1	2	0.9
T. medium L.	2	цв	2	1	2	2	2	1.5	2	1.5	1	2	1.5	1.65
T. montanum L.	2	цв	2	1	2	1.5	1	0.5	1	1	—	—	1	0.9

Продолжение таблицы

Название растений	Обилие	Фаза	Ярус	Пробные площади, покрытие, %										
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	среднее
Trifolium pratense L.	2	в	2	2	3	2	1.5	2	2	2	2	1.5	1	1.9
Achillea millefolium L.	2	в	2	—	1	1	1	1	—	1	1	1	1	0.8
A. nobilis L.	2	в	2	—	1	0.5	1	1.5	—	—	0.5	1	1	0.65
A. setacea Waldst. et Kit	2	б	2	—	—	—	0.5	1	1	1	1	0.5	1	0.6
Adonis woldensis DC.	3	в	2	2	2	3	1	2	5	4	3	4	2	2.8
Ajuga genevensis L.	2	в	2	1	—	—	1.5	2	—	—	—	1	—	0.55
Campanula altaica Ledeb.	2	пл	2	—	0.5	1	0.5	1	1	1	1	1	1	0.7
C. glomerata L.	2	б	1	—	—	—	1	0.	—	1	1	—	1	0.45
Centaurea scabiosa L.	2	в	2	—	1	3	2	1.5	1	—	1	—	2	1.15
Convolvulus arvensis L.	2	в	2	—	—	1	1	1	1	—	0.5	0.5	0.5	0.55
Filipendula vulgaris Moench	5	пл	1	20	30	25	28	24	10	15	23	20	21	21.6
Galium verum L.	3	цв	2	8	4	5	2	3	2	2	1	1.5	2	3.05
Geum urbanum L.	2	в	2	—	—	0.5	0.5	1	—	—	1	—	1	0.4
Hieracium umbellatum L.	2	в	2	0.5	1.5	1	2	1	1	1	—	1	1	1
Knautia arvensis (L.) Coult.	2	цв	2	1	5	3	1.5	1	—		2	1.5	—	1.9
Lathyrus pratensis L.	1	в	2	0.5	—	—	0.5	—	—	—	1	1	—	0.3
Leucanthemum vulgare Lam.	1	в	2	0.5	—	2	2	1.5	0.5	1	1.5	2	2	1.3
Pedicularis kaufmannii Pinzger	2	пл	1	6	4	4	2	2	2	3	—	1	—	2.4
Picris hieracioides L.	1	цв	1	—	—	—	1	2	1	—	1	—	—	0.5
Plantago media L.	2	в	2	—	1	1.5	1	0.5	—	—	1	1.5	1	0.75
P. stepposa Kuprian.	2	в	2	1.5	2	1	1.5	1	5	4	—	1	1	1.8
Potentilla pimpinelloides L.	1	цв	2	2.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.25
Ranunculus polyanthemus L.	2	в	2	1.5	2	—	1	1	2	2	1	0.5	1.5	1.25
Salvia nutans L.	2	пл	2	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	0.3
S. stepposa Schost.	2	в	2	—	—	—	—	1	0.5	1	2	—	—	0.45
Seseli annuum L.	2	в	2	1	1	1	1	1	—	1	1	—	1	0.8
Sonchus arvensis L.	2	в	2	0.5	1	1	1	1	—	1	1	—	1	0.75
Stellaria graminea L.	1	пл	2	1	2	3	2	2.5	3	2	1	1	2	1.95
Taraxacum officinale Wigg	2	в	2	—	1	1.5	2	3	1	1.5	1	0.5	1	1.25
Thalictrium minus L.	1	в	2	—	0.5	1.5	—	1	—	2.5	—	—	1	0.65
T. simplex L.	2	цв	1	—	—	—	1.5	—	2	—	2.5	1	—	0.7
Tragopogon orientalis L.	2	пл	1	—	—	—	1	1	—	1.5	—	—	—	0.35
Veronica chamaedrys L.	2	в	2	0.5	—	—	0.5	1	—	—	1	0.5	0.5	0.4
V. incana L.	1	в	2	0.5	0.5	—	0.5	1	—	—	—	1	1	0.45
V. spicata L.	2	в	1	—	—	—	0.5	—	—	1	—	0.5	—	0.2
Viola hirta L.	1	в	2	—	1	—	1	0.5	—	—	0.5	1	1	0.5
Видовая насыщенность				31	31	29	48	46	31	34	40	40	41	37.1

Примечание. в — вегетация, цв — цветение, пл — плодоношение, б — бутонизация.

Результаты и обсуждение

Количественные характеристики проективного покрытия и видового состава растений пробной площади показывают доминирование мезофитов. Доминант 1-го яруса *Bromopsis riparia* с проективным покрытием (ПП) 28.7 % возвышается над травостоем до 20 см и придает однотонный аспект степи. Ковыль перистый находится под его пологом. Белый фон степи придает доминант 2-го яруса *Filipendula vulgaris* с ПП 21.6 %. Не образует сплошных пятен мезоксерофит *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, а красочное разнотравье занимает соподчиненную нишу вместе с *Poa pratensis* L. и *Festuca valesiaca* Gaud. В данном случае видовой состав является индикатором повышенной гидроморфности почв в Каменной степи. Геоботаническое описание подтверждает данные Л. Н. Скользневой (1996) о том, что на неудовлетворительное состояние мезоксерофильной *Potentilla pimpinelloides* влияет повышенное увлажнение и снижение освещенности. Трудно найти однозначный ответ на вопрос о причинах мезофитизации флоры, но одним из возможных объяснений этого является проявление максимума векового гидроклиматического цикла, на территории Окско-Донской равнины, который совпадает с таким же циклом Евразии. [Кривенко В. Г., http://www.biodata.ru/doc/lib/klimat.htm] и сведениям Н. Ю. Хлызовой с соавт. (2007). Прохладно-влажная фаза векового цикла началась с 2000 г. Согласно сведениям Н. Б. Хитрова, Ю. И. Чевердина (2007), на территории НИИСХ ЦЧП «Каменная степь» в 2006 г. было отмечено 95 временно переувлажненных и затопляемых участков почв. Подавляющая часть таких почв находится на территории заповедного участка № 2 (Сурчины), где в 1972—1973 гг. был построен пруд-перекачка, здесь и растет *Potentilla pimpinelloides.*

Длительная гидроклиматическая аномалия выражается в повышении средних годовых показателей температуры и атмосферных осадков. По данным воднобалансовой станции «Каменная степь», до 1980-х годов средняя годовая температура составляла 5.4—5.8°. За последние 20 лет она возросла до 6.7° и за 2001—2005 гг. составила 7.2°, в 2007 г. достигла отметки 8.3°. Такое явление отмечено впервые за весь период наблюдений, начиная с 1890-х годов. Причем положительные температурные аномалии наиболее сильно проявляются с января по март, когда среднемесячные температуры превысили норму на 3—5°.

Возросли годовые суммы осадков. При норме для Каменной степи 484 мм в год за 2001—2005 гг. в среднем выпало 567 мм, в 2004, 2005 и 2006 гг. соответственно выпало 610, 683 и 612 мм с наибольшим количеством с октября по февраль, когда потери на испарение минимальны.

Важно и то обстоятельство, что проявившееся общее увлажнение климата в Каменной степи сочетается с поднятием уровня грунтовых вод (и без того высокого) на ее территории, которое обусловлено большим количеством прудов (функционирует сейчас 26), а также наличием старовозрастных лесополос. Итак, основными факторами неудовлетворительного состояния популяции *Potentilla pimpinelloides* являются повышенная гидроморфность почвы, мезофитизация флоры, снижение освещенности. Прогноз динамики популяции состоит в том, что общий результат взаимообусловленных составляющих факторов среды уже проявляется в мезофитизации и наметившейся сукцессии растительного покрова, которая приведет к гибели мезоксерофильной *P. pimpinelloides*. В целях сохранения единственного местонахождения этого древнего растения в Воронежской обл. требуется соблюдение регламентированного режима природопользования путем чередования сенокоса, выпаса крупного рогатого скота и даже удаления ручным способом крупнотравья с мест произрастания *P. pimpinelloides*.

Заключение

Состояние популяции *Potentilla pimpinelloides* определяется ее биологией и эколого-фитоценотической гидроморфной структурой биотопа. Ксероморфные экотопы с разреженным травостоем и достаточным световым режимом являются оптимальными для существования *P. pimpinelloides*. Для сохранения популяции *P. pimpinelloides* требуется контроль за режимами природопользования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В. Лапчатка — Potentilla L. // Флора Восточной Европы / Отв. ред. Н. Н. Цвелёв. Т. 10. СПб., 2001. С. 394—452.

Камышев Н. С. Флора Каменной и Хреновской степей Воронежской области // Науч. зап. Воронежск. отд. Всесоюз. ботан. о-ва. Воронеж, 1971. С. 31—54.

Камышев Н. С. Введение в фитоценологию. Воронеж, 1986. 204 с.

Кожевникова Л. И. Морфология и экология *Potentilla tanaitica* Zing. // Материалы к познанию природы Галичьей горы. Воронеж, 1977. С. 93—100.

Кривенко В. Г. Концепция природной циклики и некоторые задачи хозяйственных стратегий России // http://www.biodata.ru/doc/lib/klimat.htm.

Машкин С. И., Лебедева Л. Ф., Дедюлина И. И. Хромосомные числа и уровни плоидности у представителей семейства розоцветных, произрастающих на территории заповедника «Галичья гора» // Исследование растительного и животного мира заповедника «Галичья гора». Воронеж, 1982. С. 43—48.

Скользнева Л. Н. Структура и динамика ценопопуляций *Potentilla pimpinelloides* L. в Среднерусской лесостепи: Автореф. ... канд. дис. Воронеж, 1996. 22 с.

Хитров Н. Б., Чевердин Ю. И. Распространение сезонно переувлажненных и затопленных почв в Каменной степи (2006 г.) // Каменная степь: проблемы изучения почвенного покрова. Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева. М., 2007. С. 121—133.

Хлызова Н. Ю., Прокин А. А., Стародубцева Е. А. и др. Материалы к познанию террасных водоемов Усманского и Хреновского боров (1): распространение, происхождение, антропогенная трансформация, типология, цикличность гидрологического режима // Тр. Воронежск. гос. заповедника. Воронеж, 2007. С. 234—289.

SUMMARY

An information on the extinction of *Potentilla pimpinelloides* L. in the Kamennaya steppe of the Voronezh Region is provided. The mezofitization of the vegetative cover is coused by a long hydroclimatic anomaly. Recommendations on the mode of nature management to stabilise the population of *Potentilla pimpinelloides* L. age given.

ХРОНИКА

УДК 06.053

© И. А. Савинов

ПРОГРЕСС В ИЗУЧЕНИИ ФЛОРЫ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

I. A. SAVINOV. PROGRESS IN STUDY OF THE SOUTHEASTERN ASIAN FLORA

Московский государственный университет прикладной биотехнологии
109316 Москва, ул. Талалихина, 33
Факс (495) 6770350
E-mail: savinovia@mail.ru
Поступила 16.02.2009

С 18 по 21 августа 2008 г. в г. Копенгагене прошла рабочая встреча участников Международного проекта «Flora of Thailand» — 14th Flora of Thailand Meeting. Она была организована Ботаническим садом и Музеем естественной истории университета Копенгагена, Департаментом систематической ботаники и Институтом биологических наук Университета Орхуса (Дания) при спонсорской поддержке «The Carlsberg Foundation». Во встрече приняли участие около 80 специалистов из Таиланда, Лаоса, Камбоджи, Вьетнама, Японии, Сингапура, Филиппин, Великобритании, Ирландии, Дании, Нидерландов, Франции, Германии, США, Эфиопии, России. Программа предусматривала устные доклады по секциям, стендовые сообщения и неформальное общение. После приветствия представителя «The Carlsberg Foundation» Bjarne Maurer слово взял **Kai Larsen** — один из инициаторов проекта по изучению флоры Таиланда, который подвел итоги 50-летнего (с 1958 г.) тайско-датского сотрудничества. Церемонию открытия встречи провела представитель Таиланда **Cholchineepan Chiranond**, после чего ведущий ботаник Таиланда — Dr. **Kongkanda Chayamarit** — рассказала о последних успехах в изучении флоры страны. Последующие докладчики ознакомили присутствующих с итогами изучения отдельных таксонов цветковых растений (*Zingiberaceae*, *Palmae*, *Cyperaceae*, *Araliaceae*, *Clusiaceae*, *Hypericaceae*, *Ericaceae*, *Polygonaceae*, *Vitaceae*, *Leeaceae*, *Apocynaceae*, *Gesneriaceae*, *Asteraceae*, *Podostemaceae*, *Begoniaceae*, *Araceae*, *Commelinaceae*, *Dracaenoideae*, *Dioscoreaceae*, *Poaceae*, *Musaceae*), папоротников и грибов. Некоторые доклады подвели итог изучению растительности отдельных районов Таиланда, другие — посвящены методике сбора и сохранения гербарного материала в условиях тропического леса и созданию компьютерных баз данных по типовым образцам. Из российских участников проекта (**И. А. Шанцер, И. А. Савинов**) в рабочей встрече принял участие **И. А. Савинов**, представив стендовый доклад «Специфические черты флоры бересклетовых Таиланда и ее связь с другими флористическими регионами».

Результатом многочисленных экспедиций с участием специалистов из разных стран стала публикация «Flora of Thailand», осуществляемая с 1963 г. Согласно современным оценкам, богатейшая флора этой страны Юго-Восточной Азии включает более 10 000 видов растений. Проведено фитогеографическое районирование территории (P. C. van Welzen с соавт., 2008), выделено 7 провинций. Оно позволяет оценить степень эндемизма и общее богатство флоры.

Участники встречи имели возможность посетить Музей фирмы «Карлсберг», Ботанический сад университета Копенгагена, а также поработать в гербарии Музея естественной истории (С). Планируется организовать следующую встречу, посвященную успехам в изучении флоры Таиланда в 2011 г. в Северном Таиланде, городе Чианг Мае.

С 8 по 14 декабря 2008 г. в столице Королевства Камбоджи г. Пномпене состоялся Первый Международный симпозиум «Flore du Cambodge, du Laos et du Viêtnam», посвященный предварительным итогам изучения флоры Индокитайского полуострова в пределах Камбоджи, Лаоса и Вьетнама. Симпозиум был организован Музеем естественной истории, Департаментом систематики и эволюции, Национальным гербарием в Париже (Франция), Факультетом науки Королевского университета Пномпеня (Камбоджа) при спонсорской поддержке компании «Sud Expert Plantes» и Министерства иностранных дел Франции. В нем приняли участие около 200 специалистов из Камбоджи, Лаоса, Вьетнама, Таиланда, Сингапура, Китая, Тайваня, Японии, США, Великобритании, Ирландии, Дании, Швеции, Франции, Германии, Нидерландов, России, Мадагаскара.

Симпозиум проходил на базе Королевского университета в Пномпене, в Центре сотрудничества Камбоджи и Японии. После торжественной церемонии открытия с участием представителей администрации Университета, Центра и французской стороны слово взяла Dr. **Sovanmoly Hul** (Музей естественной истории, Париж), курирующая проект по созданию «Флоры», которая передала приветствие участникам от Prof. **Jules E. Vidal** — ведущего в мире специалиста по флоре Юго-Восточной Азии, и подвела предварительные итоги изучения флоры Камбоджи, Лаоса и Вьетнама. Весьма приблизительно ее можно оценить цифрой в 12 000 видов растений (такой цифрой оценивается флора Вьетнама). Последовавшие доклады участников симпозиума познакомили слушателей с результатами изучения в регионе представителей *Magnoliaceae*, *Annonaceae*, *Violaceae*, *Begoniaceae*, *Dioscoreaceae*, *Orchidaceae*, *Myrtaceae*, *Celastraceae*, *Araceae*, *Apocynaceae*, *Convolvulaceae*, *Palmae*, *Poaceae*, *Gesneriaceae*, *Acanthaceae*, *Commelinaceae*, *Zingiberaceae*, *Cycadales*, хвойных и папоротников, изучения флоры и растительности отдельных районов и экологии растений с медицинским использованием некоторых растений в стране региона, развитием сети особо охраняемых природных территорий (ООПТ). От России были представлены четыре доклада — **Л. В. Аверьянова** (БИН РАН, Санкт-Петербург) о флоре орхидных Вьетнама, два доклада **М. Н. Телеповой-Тексье** (БИН РАН, Санкт-Петербург) о структуре андроцея орхидных в связи с таксономией группы и о методах идентификации растений с использованием электронных ресурсов (в соавторстве с **П. А. Шавардой** и **В. Назаровым**), **И. А. Савинова** (МГУПБ, Москва) о сравнении флор бересклетовых Таиланда, Индокитая и Малезии.

Участники симпозиума имели возможность обсудить перспективы создания Национального гербария Камбоджи на базе Университета в Пномпене, была организована поездка в Северо-Западную Камбоджу для осмотра знаменитых на весь мир памятников Ангкора, а также посещения Национального парка Пхном Кулен с диптерокарповыми тропическими лесами, правда, сильно измененными человеком. На симпозиуме было предложено провести следующий форум участников проекта в 2010 г. в г. Ханое (Вьетнам).

Следует отметить, что в современной Камбодже после десятилетий гражданской войны наконец стало спокойно, а у ботаников появилась возможность изучать богатую местную флору. Сейчас организуются экспедиции по изучению фауны и флоры страны при финансовой поддержке международных фондов. Создана большая сеть ООПТ (их уже 23, включая 7 национальных парков), занимающая около 25 % территории страны. Центром по сохранению биоразнообразия и Королевским университетом Пномпеня издается журнал «Cambodian Journal of Natural History» (e-mail: Editor.CJNH@gmail.com). Однако в целом флора Камбоджи изучена крайне слабо, поскольку существующие гербарные сборы с территории страны (преимущественно французских специалистов) датируются, как правило, началом XX в., а новых явно недостаточно.

Обе научные встречи объединяет не только география региона — в пределах центральной части Юго-Восточной Азии, но и круг специалистов, изучающих видовой состав и распространение разных групп растений, а также биогеографию Таиланда и Индокитайского п-ова. Они готовят монографические обработки своих групп для «Flora of Thaïland» и «Flore du Cambodge, du Laos et du Viêtnam».

Благодарности

В заключение хочется выразить благодарность организаторам двух интереснейших научных встреч и пожелать дальнейших творческих успехов всем участникам проектов.

Участие автора в Первом симпозиуме «Flore du Cambodge, du Laos et du Viêtnam» стало возможным благодаря финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-08542з) и Оргкомитета симпозиума.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 8)

Page

COMMUNICATIONS

Lavrinenko O. V., Matveyeva N. V., Lavrinenko I. A. Flora of the Dolgiy Island (Barents Sea) . . . 1097
Krylov A. V., Reshetnikova N. M. Adventive component of the flora of the Kaluga Region: naturalization of species . . . 1126
German D. A. New data on the species composition and distribution of Mongolian *Cruciferae* . . . 1149
Tikhomirov Val. N. Morphological variability of *Pteridium* (*Hypolepidaceae*) in Belarus 1159
Zorina A. A., Korosov A. V. Variability of asymmetry measures and indexes of leaf characters in the crown of *Betula pendula* (*Betulaceae*) . . . 1172
Koudriavtsev A. Yu. Ecological-coenotic characteristic of low woodlands of the Middle Volga region . . . 1193
Zvereva G. K. Spatial organization of the leaf blade mesophyll in festucoid grasses (*Poaceae*) and its ecological significance . . . 1204
Golovko T. K., Dalke I. V., Tabalenkova G. N., Garmash E. V. Respiration of the Subpolar Ural plants . . . 1216
Bobrovskaja N. I. The specific features of water utilization by dominants of dry steppes in Middle Khalkha (Mongolia) and water consumption by zonal communities 1226

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Mochalova O. A. The genus *Sparganium* (*Sparganiaceae*) in the Magadan Region . . . 1235

FLORISTIC RECORDS

Sekretareva N. A. Species of the genus *Taraxacum* (*Asteraceae*) new to the flora of the Polar Ural . . . 1242
Rubtsova T. A. Floristic records in the Jewish Autonomous Region . . . 1244

PROTECTION OF PLANT WORLD

Grigorjevskaya A. J., Gamaskova E. S., Pashenko A. I., Kozhukhar N. S. Current state of *Potentilla pimpinelloides* (*Rosaceae*) in the Kamennaya steppe (Voronezh Region) . . . 1248

CHRONICLES

Savinov I. A. Progress in study of the Southeastern Asian flora . . . 1253

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 8)

Стр.

СООБЩЕНИЯ

Лавриненко О. В., Матвеева Н. В., Лавриненко И. А. Флора острова Долгий (Баренцево море) 1097
Крылов А. В., Решетникова Н. М. Адвентивный компонент флоры Калужской области: натурализация видов 1126
Герман Д. А. Новые данные о видовом составе и распространении крестоцветных (*Cruciferae*) Монголии 1149
Тихомиров Вал. Н. Морфологическая изменчивость Орляков (*Pteridium*, *Hypolepidaceae*) на территории Белоруссии 1159
Зорина А. А., Коросов А. В. Изменчивость показателей и индексов асимметрии признаков в кроне листа *Betula pendula* (*Betulaceae*) 1172
Кудрявцев А. Ю. Эколого-ценотическая характеристика низкоствольных лесов Среднего Поволжья 1193
Зверева Г. К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (*Poaceae*) и ее экологическое значение 1204
Головко Т. К., Далькэ И. В., Табаленкова Г. Н., Гармаш Е. В. Дыхание растений Приполярного Урала 1216
Бобровская Н. И. Специфика утилизации воды доминантами сухих степей Средней Халхи (Монголия) и расхода воды зональными сообществами 1226

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Мочалова О. А. Род *Sparganium* (*Sparganiaceae*) в Магаданской области 1235

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Секретарева Н. А. Новые для флоры Полярного Урала виды рода *Taraxacum* (*Asteraceae*) 1242
Рубцова Т. А. Флористические находки на территории Еврейской автономной области 1244

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Григорьевская А. Я., Гамаскова Е. С., Пащенко А. И., Кожухарь Н. С. Современное состояние *Potentilla pimpinelloides* (*Rosaceae*) в Каменной степи (Воронежская область) 1248

ХРОНИКА

Савинов И. А. Прогресс в изучении флоры Юго-Восточной Азии 1253

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 8. 1097—1256.